А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ LI

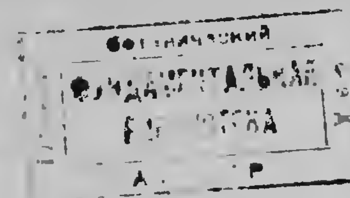
12

ДЕКАБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1966 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»



УДК 577.3 : 581.13 : 582.26

Т. А. Глаголева и О. В. Заленский

О БИОЭНЕРГЕТИКЕ АССИМИЛИРУЮЩИХ КЛЕТОК *CHLORELLA PYRENOIDOSA* CHICK.

T. A. GLAGOLEVA AND O. V. ZALENSKY. ON THE BIOENERGETICS OF ASSIMILATORY CELLS OF *CHLORELLA PYRENOIDOSA* CHICK.

Введение

Среди различных путей исследования взаимоотношений между фотосинтезом и дыханием заслуживает внимания изучение этого вопроса в энергетическом аспекте. Как известно, основным источником энергии для ассимилирующей клетки является энергия пирофосфатных связей АТФ, образующихся при фотосинтезе и дыхании. Поэтому изучение взаимоотношений между фотосинтезом и дыханием с точки зрения энергетики предполагает количественную оценку интенсивности окислительного фосфорилирования, с одной стороны, и фотофосфорилирования, с другой. Согласно представлениям Арнона (1961; Arnon, Tsujimoto a. McSwain, 1965), образование АТФ в ассимилирующих клетках растений на свету осуществляется в процессе циклического и нециклического фотофосфорилирования. При циклическом фотофосфорилировании вся биохимически эффективная световая энергия используется на образование АТФ. В нециклическом фотофосфорилировании, помимо АТФ, часть биохимически эффективной световой энергии расходуется на образование восстановителя (НАДФ-H_2) и на выделение кислорода. При этом превращение энергии света, приводящее к образованию АТФ, — «единой валюты клеточной энергетики» — принципиально независимо от процессов ассимиляции CO_2, представляющих собой сумму темновых реакций.

Необходимо подчеркнуть, что определение доли эффективной энергии, возникающей при осуществлении фотосинтеза и дыхания, встречает большие трудности. Одним из главных затруднений является недостаточная разработанность методов определения интенсивности окислительного фосфорилирования и особенно фотофосфорилирования. Обычно для суждения о количественной стороне перечисленных типов фосфорилирования применение только одного метода без проверки его другим оказывается недостаточным.

Методы определения интенсивности фосфорилирования можно условно разделить на две группы. К первой относятся более прямые методы, такие как определение P/O (отношение количества этерифицированного фосфора к количеству поглощенного при дыхании кислорода); определение убыли неорганического фосфата из среды и включения его во фракцию органического фосфата (на изолированных хлоропластах) или определение скорости включения P^{32} в нуклеотиды; определение изменения соотношения АТФ/АДФ и др.

Другая группа методов дает возможность косвенно, по расходованию богатых энергией фосфатов в процессах, требующих для своего осущест-

вления затраты энергии, судить об интенсивности окислительного фосфорилирования и фотофосфорилирования. К числу таких методов относятся: исследование поглощения и метаболизма экзогенно данных меченых соединений и исследование биосинтеза эндогенных метаболитов. Для нас эта группа методов представляет особенный интерес, так как она дает возможность в сравнительном плане охарактеризовать энергетику фотосинтеза и дыхания.

Как известно, скорость поглощения и метаболизма веществ возрастает при освещении ассимилирующих клеток. Это увеличение скорости по сравнению с темнотой наряду с другими причинами объясняется тем, что на свету используется энергия АТФ, образовавшаяся в результате фотофосфорилирования. Среди реакций метаболизма, скорость которых сильно возрастает на свету, следует отметить биосинтез полисахаридов. На процесс образования крахмала, по данным Крола и Баса (Kroll a. Bass, 1962), требуется по крайней мере три макроэрга, и в связи с этим авторы считают возможным по скорости образования крахмала судить о скорости образования АТФ. Аналогичную идею высказывают Маклахлан и Портер (Maclachlan a. Porter, 1958). Они отмечают, что изменения уровня АТФ в клетках настолько малы, что судить о них оказывается очень трудным. В присутствии же глюкозы скорость синтеза крахмала может указывать на число глюкозных молекул, подвергнувшихся фосфорилированию, и отсюда можно заключить об образовании АТФ и скорости ее обращения. Изучению энергетических источников образования крахмала и других полисахаридов в растениях посвящено значительное количество работ. Однако известные нам литературные данные затрагивают вопрос о характере биосинтеза полисахаридов не из веществ, образовавшихся в процессе фотосинтеза, а в искусственно созданных условиях — из соединений, меченых по углероду и поглощаемых тканями и клетками извне. Особое внимание при этом уделяется влиянию условий освещения (свет, темнота) и состава газовой среды на процесс превращения сахаров в полисахариды.

Остановимся кратко на обзоре работ, в которых скорость биосинтеза углеводов из простых сахаров, поглощаемых клетками, используется как критерий интенсивности окислительного фосфорилирования и фотофосфорилирования. Для биосинтеза крахмала из экзогенных сахаров в темноте необходимым условием является наличие кислорода в среде. Это приводит к мысли, что биосинтез крахмала зависит от окислительного фосфорилирования (Maclachlan and Porter, 1958, 1959; Ли Шу-цзюнь, 1959; Kroll a. Bass, 1962). На свету биосинтез крахмала идет значительно быстрее, чем в темноте, и не зависит от парциального давления кислорода (Ли Шу-цзюнь, 1959а). В опытах Маклахлана и Портера (Maclachlan a. Porter, 1959) было показано, что при снижении парциального давления кислорода синтез крахмала на свету происходит интенсивнее, чем в темноте в обычной атмосфере. Авторы считают, что на свету, в анаэробных условиях, действует механизм, независимый от фотосинтеза и дыхания. Предполагается, что при этом происходит фотофосфорилирование и образование глюкозо-6-фосфата — первого звена на пути синтеза крахмала. Исследование биосинтеза крахмала на свету в присутствии CO_2 показывает, что добавление углекислоты в газовую фазу усиливает этот процесс.

Задача работы и обоснование показателя, использованного для оценки энергетической роли фотосинтеза и дыхания

Общей задачей предпринятого нами исследования являлась сравнительная оценка энергетической роли фотосинтеза и дыхания, производимая по интенсивности биосинтеза полисахаридов из ассимилированного при фотосинтезе углерода. Для решения этой задачи было необходимо попытаться разделить окислительное фосфорилирование и фотофосфорилирование. Кроме того, при определении роли фотофосфорилирования в биоэнергетике ассимилирующей клетки важно было выяснить долю участия циклического и нециклического фотофосфорилирования. Прежде чем предпринимать исследование нужно было подобрать систему химических реакций биосинтеза, которая могла быть использована как показатель энергетической роли фотосинтеза и дыхания, и обосновать, что она связана с затратой энергии. В качестве такой системы реакций мы выбрали биосинтез полисахаридов. При этом интенсивность биосинтеза полисахаридов мы оценивали по количеству C^{14}, включавшегося в них из низкомолекулярных соединений, метившихся в процессе предшествовавшего фотосинтеза.

Выбор этого показателя был сделан на основании ранее полученных данных о метаболизме C^{14} у хлореллы (Глаголева, Мамушина, Заленский, 1965). В этой работе было показано, что у хлореллы после двух минут фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ около 80% от всего ассимилированного углерода включается в вещества, растворимые в спирте и воде. Среди них более 50% метки содержится в фосфорных эфирах сахаров. При помещении клеток после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ в нерадиоактивную CO_2 радиоактивность фосфорных эфиров сахаров резко падает, но она одновременно в той же степени увеличивается во фракции полисахаридов. Фракция полисахаридов у хлореллы представлена крахмалом и гемицеллюлозами. При хроматографировании гидролизатов этих веществ бóльшая часть метки оказывается в глюкозе. Количество C^{14}, включавшегося в полисахариды, зависело от того, находились ли клетки на свету или в темноте. Радиоактивность фосфорных эфиров сахаров и полисахаридов в сумме составляла более 70% от общей активности высушенных клеток. Так как перераспределение C^{14} между этими соединениями происходило с большой скоростью, нам представлялось удобным использовать величину включения C^{14} в полисахариды для характеристики скорости их биосинтеза.

Однако для этого суждения мы должны располагать доказательствами о правомочности оценивать скорость биосинтеза полисахаридов по включению C^{14} в эти соединения. С. З. Рагинский и С. Э. Шноль (1963) достаточно подробно излагают требования, без учета которых невозможно использовать величину активности отдельных веществ для определения скорости биосинтеза. Одним из требований при этом является необходимость неразветвленной цепи превращения изучаемого соединения и его предшественника. Полисахариды в этом отношении являются «удобными» соединениями. Они образуются из фосфорных эфиров моносахаров по неразветвленной цепи превращений. Сами они являются одним из конечных звеньев обмена. Образование целлюлозы из гемицеллюлоз идет с очень малой скоростью.

Другим основным требованием для определения возможности оценки скорости биосинтеза изучаемого вещества по величине его общей активности является определение удельной активности его предшественника. Рагинский и Шноль (1963) считают необходимым знать отношение удельной активности предшественника к удельной активности изучаемого соединения, которое называется относительной удельной активностью. Эта величина должна быть больше единицы. Относительная удельная активность полисахаридов удовлетворяет и этому требованию.

Поскольку в наших кратковременных опытах количество как фосфорных эфиров сахаров, так и полисахаридов оставалось постоянным, мы могли не вычислять ни относительную, ни удельную активность этих соединений, а оценивать скорость биосинтеза полисахаридов только по изменению их общей активности.

Рассмотрим в качестве примера результаты одного из опытов по определению изменения активности фосфорных эфиров сахаров и полисахаридов, в котором суспензия хлореллы после 2 мин. фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ помещалась на разное время на свет в атмосферу обычной углекислоты (1%).

ТАБЛИЦА 1

Изменение радиоактивности фосфорных эфиров сахаров и полисахаридов у *Chlorella pyrenoidosa* на свету в атмосфере обычной углекислоты (в % от общей радиоактивности материала)

Вещества	Время после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ (в мин.)			
	0	8	15	30
Фосфорные эфиры сахаров	35	12	10	9
Полисахариды	46	60	67	66
Сумма	81	72	77	75

Как видно из данных табл. 1, сумма радиоактивностей фосфорных эфиров сахаров и полисахаридов является сравнительно постоянной, т. е. основные изменения в соотношении активности спирто- и воднорастворимых, а также нерастворимых в спирте и воде соединений связаны именно с изменением активности этой пары веществ.

Таким образом, скорость биосинтеза полисахаридов из низкомолекулярных соединений, получивших метку в процессе предшествовавшего фотосинтеза, по нашему мнению, является лучшим показателем для оценки биоэнергетики ассимилирующей клетки, по сравнению с использованием экзогенных веществ, поглощение которых само по себе может сильно колебаться в разных условиях опыта.

Чтобы по скорости биосинтеза полисахаридов судить об интенсивности окислительного фосфорилирования и фотофосфорилирования, необходимо быть уверенным, что эта реакция действительно связана с затратой энергии АТФ и что этот фактор ограничивает ее скорость. Известно, что биосинтез одного из полисахаридов — крахмала — идет при участии аденозиндифосфатглюкозы (Krauss, Kandler, 1962; Murata, Sugiyama, Akazawa, 1964; Rongine, Fekete a. Cardini, 1964). Из представленных в этих работах схем видно, что основными местами потребления энергии на пути биосинтеза крахмала является фосфорилирование глюкозы до глюкозо-1-фосфата и затем образование из него аденозиндифосфатглюкозы, для чего также необходима АТФ. Для нас наибольший интерес представляли сведения о необходимости затраты АТФ на пути превращения фосфорных эфиров сахаров в крахмал. Так, в опытах Мурата с соавторами (Murata, Sugiyama, Akazawa, 1964), изучавших биосинтез крахмала в созревающих зернах риса, было показано, что при инкубации глюкозо-1-фосфата, меченого по углероду, с АТФ в присутствии гранул крахмала и растворимого фермента глюкоза C^{14} быстро включалась в молекулу крахмала. Гораздо менее энергичное включение глюкозы C^{14} в крахмал наблюдалось при инкубации смеси с УТФ. Аналогичные данные содержатся в работе Рангинэ (Rongine, Fekete a. Cardini, 1964). В опытах с целыми эндоспермами кукурузы при выдерживании их на растворе сахарозы C^{14} активное включение сахара в гранулу крахмала было отмечено в присутствии АДФ и АДФ-глюкозы. При этом процесс усиливался, если в смесь добавлялись АТФ и УТФ.

Для экспериментального подтверждения того, что биосинтез полисахаридов связан с затратой энергии, нами использовалась техника ингибирования специфическими ядами (DCMU, антимицином А, динитрофенолом), подавляющими соответственно фотофосфорилирование и окислительное фосфорилирование. Как показали опыты (Заленский и др., 1966), указанные ингибиторы тормозят включение C^{14} в полисахариды.

Прямым доказательством участия АТФ в биосинтезе полисахаридов могло бы служить ускорение реакции при добавлении экзогенной АТФ в суспензию водорослей. Такой подход широко используется при работе с изолированными структурами. Однако, плохая проницаемость клеток одноклеточных зеленых водорослей для АТФ не позволяет применять этот прием.

Таким образом, реакция биосинтеза полисахаридов может быть использована для суждения о процессах генерации энергии.

Методика работы и условия постановки опытов

Принципиальная схема опытов сводилась к тому, что в суспензию *Chl. pyrenoidosa* (штамм ЛГУ) вводилась $C^{14}O_2$ (в процессе 2 мин. фотосинтеза). После этого суспензия делилась на отдельные порции, которые быстро переносились на свет и в темноту в экспериментально измененные условия газовой среды (см. табл. 2). Это давало возможность до известной степени разграничить процессы фотосинтетического и окислительного фосфорилирования. Как видно из приведенной схемы опытов, часть суспензии хлореллы переносилась на свет в обычную атмосферу с 1% немеченой CO_2. В этом варианте, как предполагалось, совершается максимальная работа, так как источниками энергии в этих условиях теоретически могли быть оба типа фотофосфорилирования (наличие света) и окислительное фосфорилирование (наличие O_2 в газовой фазе).

ТАБЛИЦА 2

Схема опытов по биоэнергетике ассимилирующих клеток *Chlorella pyrenoidosa*

№ варианта опыта	Условия, в которые суспензия хлореллы помещалась после окончания 2 мин. фотосинтеза в атм. $C^{14}O_2$				Предполагаемый источник энергии для биосинтеза полисахаридов
	освещение	газовая среда			
		O_2	CO_2	гелий	
1	Свет	+	+	—	Фотофосфорилирование (циклическое и нециклическое), окислительное фосфорилирование.
2	»	+	—	+	Фотофосфорилирование (циклическое), окислительное фосфорилирование.
3	»	—	—	+	Фотофосфорилирование (циклическое).
4	Темнота	+	+	—	Окислительное фосфорилирование.
5	»	—	—	+	Гликолиз.

В вариантах без CO_2 через суспензию хлореллы пропускалась смесь гелия и кислорода или в замкнутой системе воздух прокачивался через поглотитель со щелочью. Необходимо отметить, что оба способа устранения CO_2 из газовой среды давали близкие результаты. При исключении CO_2 из газовой смеси прекращалась ее ассимиляция и тем самым представлялась возможность выяснить роль углекислоты как источника углерода, необходимого для образования полисахаридов. Кроме того, исключение CO_2 из газовой среды создавало условия для разделения циклического и нециклического фотофосфорилирования, поскольку углекислота является акцептором электронов при нециклическом фотофосфорилировании.

В одном из вариантов опыта на свету удалялись и CO_2, и O_2 из газовой среды, что достигалось прокачиванием через суспензию гелия. В такой искусственно созданной атмосфере создавались благоприятные условия для протекания циклического фотофосфорилирования. Можно предполагать, что окислительное фосфорилирование было подавлено вследствие анаэробиоза. Необходимо отметить, что на свету нельзя полностью исключить O_2 из системы, так как в процессе фотосинтеза всегда образуется некоторое количество эндогенного O_2, количество которого зависит от концентрации CO_2 в газовой атмосфере.

В том варианте опыта, где темнота сочеталась с обычной атмосферой, происходило окислительное фосфорилирование, а прокачивание через суспензию гелия подавляло этот процесс.

Выбор интервала времени между фотосинтезом в присутствии $C^{14}O_2$ и фиксацией клеток производился на основании данных по динамике включения метки в полисахариды в разных условиях опыта. С одной стороны, мы стремились сократить сроки выдерживания суспензии хлореллы в соответствующих условиях газовой среды, так как наиболее отчетливые изменения в радиоактивности фракции полисахаридов наблюдаются в первые 15—20 мин. после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$. С другой стороны, для изменения условий газовой среды желательно длительное прокачивание смеси газов через систему. В связи с этими требованиями наиболее подходящими сроками отбора проб были 10, 15, 20 и 25 мин.

Исходная проба сразу после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$, а последующие через указанные интервалы времени фиксировались этиловым спиртом. Часть пробы для определения общей радиоактивности материала отсасывалась на бюхверовской воронке через мембранный фильтр. Так как сумма радиоактивности последовательно выделенных фракций давала хорошее совпадение с общей радиоактивностью фиксированных клеток, то в ряде случаев общая радиоактивность материала отдельно не определялась, а вычислялась по сумме активностей фракций. По сравнению с прежними опытами в схему радиохимического анализа было введено упрощение. Так как при 2-минутном фотосинтезе радиоактивность пигментно-липоидной фракции невелика (меньше 1%), эта фракция отдельно не выделялась, а включалась в состав водно-спиртовой фракции. Фракция сложных белков, радиоактивность которых не превышала 1%, также не выделялась из материала.

Таким образом, наибольший интерес для нас представляли данные по радиоактивности водноспиртовой фракции, включавшей в себя фосфорные эфиры сахаров и фракции полисахаридов, выделяемой нами суммарно и содержащей не только крахмал, но и гемицеллюлозы.

Ошибка определений составляла в среднем $\pm 5 - \pm 7\%$. За достоверные различия между вариантами мы принимали превышающие $\pm 10\%$.

Как уже отмечалось ранее, в отдельных сериях опытов с хлореллой при сохранении общего характера изменения метаболизма абсолютные величины включения метки в отдельные соединения могут сильно колебаться от опыта к опыту. Среди факторов, влияющих на степень меченности органических веществ у хлореллы, большое значение имеет ее физиологическое состояние, связанное с прохождением циклов развития, а также та или иная степень накопления ассимилятов. Установив в ходе работы основные факторы, определяющие амплитуду изменчивости метаболизма C^{14} в хлорелле, мы старались по возможности стандартизировать проведение отдельных опытов и этим уменьшить различия в величине радиоактивности веществ, полученные в разных опытах. Поскольку в каждом варианте использовалось не менее двух-трех фиксаций, анализ полученных данных приобретал бо́льшую достоверность.

Все приведенные в работе выводы сделаны на основании нескольких параллельно проведенных опытов.

Результаты исследования

Рассмотрение полученных данных мы начнем с варианта, где после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ суспензия водорослей помещалась на свет в атмосферу с 1% немеченой CO_2. Как уже указывалось выше, на свету при наличии CO_2 и O_2 в газовой смеси можно предполагать одновременное участие в биосинтезе полисахаридов трех энергетических процессов — циклического и нециклического фотофосфорилирования, а также окислительного фосфорилирования. На этом основании совершаемую в таких условиях работу мы считали максимальной и условно принимали ее за 100%. Работу, совершаемую в иных условиях, где экспериментально исключался (частично или полностью) либо один, либо другой энергетический процесс, мы выражали в процентах от этой величины.

В варианте опыта на свету в атмосфере 1% CO_2 (контроль) наблюдается быстрое включение метки во фракцию полисахаридов, особенно в первые минуты после прекращения фотосинтеза в атмосфере меченой углекислоты (Глаголева, Мамушина, Заленский, 1965).

В среднем (данные 10 опытов) радиоактивность фракции полисахаридов за 25 мин. пребывания суспензии хлореллы на свету увеличивается на 200—250% по сравнению с первоначальной величиной. Анализируя характер включения метки в исследуемую фракцию, следует отметить, что при выбранной нами интенсивности освещения (15—20 тыс. лк) радиоактивность фракции полисахаридов существенно нарастает лишь в первые 15—20 мин. опыта, а потом ее изменения незначительны. В темноте в обычной атмосфере обращает на себя внимание меньшая, чем на свету, доля включения C^{14} во фракцию полисахаридов. В этих условиях отмечается значительное выделение $C^{14}O_2$: за 25 мин. опыта в среднем выделяется около 15% от общего количества $C^{14}O_2$, поглощенной за 2 мин. фотосинтеза. Как это было показано ранее (Глаголева, Мамушина, Заленский, 1965), основное количество $C^{14}O_2$ выделяется в первые минуты после помещения хлореллы в темноту.

Рассматривая характер изменения радиоактивности фракции полисахаридов во времени следует подчеркнуть, что основная доля включения метки в эти вещества в темноте так же, как и на свету, приходится на первые несколько минут. Так как в этот период активность фракции полисахаридов возрастает за счет последействия света (Calvin a. Bassham, 1962), то все цифры, характеризующие интенсивность биосинтеза полисахаридов, полученные в опытах в темноте, оказываются несколько завышенными. Если учитывать только исходную (сразу после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$) и конечную (через 15, 20 и 25 мин. пребывания в темноте) радиоактивность фракции полисахаридов, то увеличение степени их меченности за время опыта составляет около 50% от контрольного варианта (данные 10 опытов). В ряде случаев для более точного определения количества C^{14}, включающегося в полисахариды в темноте во всех вариантах, мы помещали суспензию хлореллы после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ на 5—7 мин. в темноту. После этого часть суспензии фиксировалась и результаты радиохимического анализа этой пробы принимались за исходные. При таком способе расчета увеличение метки во фракции полисахаридов в темноте составляет 30—40% от контрольного варианта на свету. Таким образом, увеличение радиоактивности за счет последействия света составляет 10—20% от контроля.

При отсутствии кислорода в газовой среде радиоактивность полисахаридов не только не увеличивается, но даже снижается по сравнению с ее исходной величиной. Гликолиз, как единственный источник энергии в этих условиях, не может обеспечить биосинтез полисахаридов. Интересно отметить, что в темноте по характеру выделения $C^{14}O_2$ за 25 минут опыта варианты с анаэробиозом мало отличаются от опытов в обычной атмосфере. При уменьшении концентрации O_2 от обычного его содержания в воздухе до 10% включение C^{14} в полисахариды также снижается (табл. 3).

Поскольку снижение концентрации O_2 тормозило включение метки в полисахариды, представляло интерес проверить влияние повышенной концентрации O_2 на этот процесс. Оказалось, что при концентрации кислорода, равной 60%, увеличение активности фракции полисахаридов было таким же, как в темноте при обычном (20%) содержании O_2 (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Увеличение радиоактивности полисахаридов у *Chlorella pyrenoidosa* в различных условиях освещения и состава газовой смеси (в процентах от исходной радиоактивности после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$)

Номера опытов	Варианты опытов: условия освещения	газовая среда: O_2	газовая среда: CO_2	Время после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ (в мин.): 10	15	25
1	Темнота	+	+	100	100	110
	»	—	—	100	50	50
2	»	+	+	50	70	80
	»	Пониженное содержание (10%)	+	50	50	20
	»	—	—	0	30	25
3	Свет	+	+	160	160	160
	»	+	—	80	110	140
	»	Пониженное содержание (10%)	+	150	160	160
4	»	+	+	130		180
	»	—	+	130		180
	»	+	—	110		150
	»	—	—	100		160
5	»	+	+		110	140
	»	Повышенное содержание (60%)			120	140
6	Темнота	+	+		90	100
	»	Повышенное содержание (60%)			90	90

Теперь обратимся к результатам опытов, проведенных на свету при изменении газовой среды. Исключая CO_2 из газовой смеси, мы подавляли фотосинтетическую фиксацию углекислоты и блокировали нециклическое фотофосфорилирование. Результатом такого воздействия оказалось снижение величины включения C^{14} во фракцию полисахаридов в среднем на 30% по сравнению с контролем (по данным 7 опытов).

Исключение из газовой среды и углекислоты, и кислорода не изменяло величину включения метки C^{14} в полисахариды по сравнению с вариантом без CO_2. На основании результатов опытов, проведенных в темноте, где единственным энергетическим источником для биосинтеза полисахаридов является окислительное фосфорилирование и где снижение концентрации O_2 заметным образом тормозит включение метки в полисахариды, мы считаем, что на свету роль окислительного фосфорилирования в биосинтезе полисахаридов ничтожна и практически не поддается измерению. Это давало возможность сопоставить величину работы, совершаемой в темноте за счет окислительного фосфорилирования, с величиной работы, осуществляемой на свету при участии фотофосфорилирования (циклического и нециклического). Сопоставление показывает, что работа, производимая в темноте, составляет примерно 30—40% от работы на свету.

Обсуждение результатов

В настоящей статье проведена попытка изучения связи фотосинтеза и дыхания *Chlorella pyrenoidosa* Chick. с точки зрения их энергетики. Так как энергетическим источником для жизнедеятельности ассимилирующей клетки является АТФ, образованная в результате фотофосфорилирования (циклического и нециклического) и окислительного фосфорилирования, задача исследования заключалась в относительной количественной оценке этих процессов. Методы измерения фотофосфорилирования и окислительного фосфорилирования разработаны главным образом для изолированных клеточных структур — хлоропластов и митохондрий. Что же касается приемов оценки этих процессов в интактных клетках, то они разработаны недостаточно. Одним из таких приемов, позволяющих косвенно, в сравнительном плане, судить об интенсивности фотофосфорилирования и окислительного фосфорилирования, является оценка той работы, которая может осуществляться за счет этих энергетических процессов.

В качестве показателя работы, производимой за счет фотосинтеза и дыхания, использовался биосинтез полисахаридов, как известно, протекающий на свету и в темноте с различной скоростью. О количестве синтезированных полисахаридов в хлорелле мы судили на основании данных по включению меченого углерода C^{14}, ассимилированного в процессе предшествовавшего опыту 2-минутного фотосинтеза, в различных условиях газовой среды. В работе обосновывается возможность использования такого рода показателя. В качестве экспериментального воздействия для расчленения фотофосфорилирования и окислительного фосфорилирования, а также циклического и нециклического фотофосфорилирования нами использовалось изменение газовой среды.

При выдерживании суспензии хлореллы (после фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$) в газовой среде, содержащей и углекислоту, и кислород, можно предполагать, что работа по биосинтезу полисахаридов осуществляется за счет энергии фотосинтеза и дыхания. Мы принимали данные по включению метки в полисахариды в этих условиях за 100% и определяли изменение радиоактивности при исключении какого-нибудь фактора, в процентах от этого контроля.

Поскольку величина радиоактивности фракции полисахаридов на свету не связана с присутствием кислорода в газовой смеси (а для окислительного фосфорилирования необходим кислород), мы полагаем, что работа по биосинтезу этих веществ в условиях анаэробиоза совершается исключительно за счет фотофосфорилирования.

При перенесении суспензии хлореллы в темноту, помимо включения C^{14} в полисахариды, отмечается выделение $C^{14}O_2$. За 25 мин. опыта в среднем выделяется около 15% от общего количества $C^{14}O_2$, поглощенной за 2 мин. фотосинтеза. В темноте увеличение радиоактивности этой фракции за время опыта составляет 30—40% от того, что имеет место на свету в присутствии CO_2. Снижение концентрации O_2 в опытах в темноте уменьшает долю включения C^{14} в полисахариды. При полном исключении O_2 из газовой среды, когда окислительное фосфорилирование не может происходить, радиоактивность фракции полисахаридов не только не возрастает, но, наоборот, снижается по сравнению с исходной. Сопоставление работы, производимой по биосинтезу полисахаридов на свету и в темноте, показывает, что за счет окислительного фосфорилирования совершается 30—40% от работы, выполненной за счет фотофосфорилирования.

Располагая подобного рода данными, мы попытались сопоставить их со сведениями, имеющимися в литературе. Для этого мы привлекли те исследования, в которых об интенсивности процессов фотофосфорилирования судили по поглощению и превращению экзогенной меченой глюкозы.

В работе Маррэ (Marré, 1963) приводятся данные относительно распределения метки среди спирторастворимых веществ, крахмала и гемицеллюлозы у растения *Wolffia arrhisa*, выдерживавшегося в течение 5 часов на растворе 0.1 М меченой глюкозы. В темноте общее количество C^{14}, поглощенного растением, составляло около 50% от того, что наблюдалось на свету в отсутствие CO_2; при этом радиоактивность фракции полисахаридов (крахмала+гемицеллюлозы) в темноте составляла около 40% от ее величины на свету. В исследованиях Маклахлана и Портер (Maclachlan a. Porter, 1959) с дисками листьев табака, плавающими в течение 24 часов на растворе 5% радиоактивной глюкозы на свету в вакууме и в темноте, было показано, что общая радиоактивность поглощенной и частично метаболизированной глюкозы в последнем случае в 2 раза меньше, чем в первом. Что же касается той части глюкозы, которая превратилась в крахмал, то в темноте радиоактивность крахмала составляет 9—14% от варианта на свету в вакууме.

В другом опыте этого же автора, где сравнивалось поглощение и превращение глюкозы на свету и в темноте в обычной атмосфере, общее количество метки в растениях было незначительно выше на свету по сравнению с темнотой, а радиоактивность фракции полисахаридов на свету была в два раза больше, чем в темноте.

Обобщение данных, касающихся поглощения радиоактивного фосфора на свету и в темноте (Marré, 1963; Simonis u. Urbach, 1963; Urbach a. Simonis, 1964) также свидетельствует, что на свету поглощение фосфора идет примерно в 2 раза интенсивнее, чем в темноте.

Таким образом, можно сделать общий вывод о том, что количественная оценка интенсивности фотофосфорилирования и окислительного фосфорилирования, произведенная совершенно различными методами на интактных клетках, по работе, затраченной на биосинтез полисахаридов, на поглощение и превращение экзогенной меченой глюкозы, а также на включение P^{32} во фракцию органического фосфора дает одинаковые результаты: на свету исследованные процессы протекают вдвое быстрее, чем в темноте.

Что касается сравнительных данных по оценке фотофосфорилирования (циклического и нециклического) и окислительного фосфорилирования, полученных на изолированных структурах, — хлоропластах и митохондриях, — то подобного рода сведения мы смогли найти лишь в работе Холла и Арнона (Hall a. Arnon, 1962). Фотофосфорилирование фракции хлоропластов шпината при 15° протекало в 1.3 раза интенсивнее, чем окислительное фосфорилирование фракции митохондрий.

Помимо сопоставления участия фотофосфорилирования и окислительного фосфорилирования в биосинтезе полисахаридов, мы попытались разделить циклическое и нециклическое фотофосфорилирование и вы-

яснить роль каждого из этих типов фосфорилирования в изучаемом процессе. Исключение из газовой среды CO_2 тормозит включение C^{14} в полисахариды, что доказывает роль CO_2 как акцептора электронов при нециклическом фотофосфорилировании. Поскольку в наших кратковременных опытах субстраты не могли ограничивать биосинтез полисахаридов, постольку роль CO_2 в обеспечении биосинтеза полисахаридов углеродом здесь не имеет значения.

Не давая количественную оценку участия обоих типов фотофосфорилирования в биосинтезе полисахаридов, мы можем лишь, вслед за литературными указаниями, считать, что циклическое фотофосфорилирование (в случае искусственно ингибированного нециклического фотофосфорилирования) играет бо́льшую роль, чем нециклическое.

Заключение

В работе предпринята попытка сравнительной количественной оценки роли фотофосфорилирования и окислительного фосфорилирования в биосинтезе полисахаридов интактных клеток *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Кроме того, определялось участие циклического и нециклического фотофосфорилирования в этих процессах. Для разделения фотофосфорилирования и окислительного фосфорилирования, а также циклического и нециклического фосфорилирования, использовалось изменение газовой среды.

В качестве теста для характеристики этих различных типов фосфорилирования применялся косвенный показатель — работа клетки в экспериментально заданных условиях опыта по биосинтезу полисахаридов — процессу, требующему для своего осуществления участия макроэргического фосфора. Количественная оценка биосинтеза полисахаридов производилась на основании данных по включению метки C^{14} в полисахариды. В работе обосновывается возможность такого рода заключения.

Сопоставление данных по включению C^{14}, поглощенного в процессе фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ (при последующем помещении суспензии хлореллы на свет или в темноту в нерадиоактивную CO_2) показывает, что в темноте во фракцию полисахаридов включается 30—40% от того, что имеет место на свету. Подавление нециклического фотофосфорилирования путем исключения CO_2 из газовой смеси снижает долю включения метки C^{14} в эту фракцию в среднем на 30%.

ЛИТЕРАТУРА

Арнон Д. И. (1961). Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза. Тр. Международн. биохимич. конгресса, М., Симпозиум VI, 8, изд. АН СССР : 3—25.— Глаголева Т. А., Н. С. Мамушина и О. В. Заленский. (1965). Метаболизм углерода C^{14} у *Chlorella pyrenoidosa* Chick. на свету и в темноте. Бот. журн., 2. — Заленский О. В., Т. А. Глаголева, М. В. Чулановская. (1966). Влияние ингибиторов фотофосфорилирования на фотосинтез и метаболизм C^{14} у *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Бот. журн., 12.— Ли Шу-цзюнь. (1959). Влияние света на образование из сахарозы крахмала в листовых пластинках. Рефер. журн. «Биология», 6.— Ли Шу-цзюнь. (1959а). Фосфорилирование и крахмалообразование в клетках. Рефер. журн. «Биология», 22. — Рагинский С. З., С. Э. Шноль. (1963). Изотопы в биохимии.— Arnon D. I., H. Y. Tsujimoto a. B. D. Mc Swain. (1965). Photosynthetic phosphorylation and electron transport. Nature, 207, 5004.— Calvin M. a. J. A. Bassham. (1962). The Photosynthesis of carbon compounds.— Hall D. O. a. D. I. Arnon. (1962). Photosynthetic phosphorylation above and below O° C. Proc. Nat. Acad. Sci., 48, 5. — Krauss H., O. Kandler. (1962). Adenosindiphosphatglucose aus *Chlorella*. Z. Naturforsch., 17b, 858.— Kroll A. R., E. R. Bass. (1962). Oxygen dependency of in vivo photophosphorylation. Nature, 4856, 791. — Maclachlan G. A. a. H. K. Porter. (1958). Anaerobic synthesis of starch from glucose. Biochem. Journ., 70, 3.— Maclachlan G. A., H. K. Porter. (1959). Replacement of oxidation by light as the energy source for glucose metabolism in tobacco leaf. Proc. Royal. Soc. S. B. 150, 940.— Marré E. (1963). Utilisation of photosynthetic chemical energy for metabolic processes different from CO_2 fixation. Colloq. Internat. Centre Nat. Rech. Sci., 119 : 537—568.— Murata T., T. Sugiyama, T. Akazawa. (1964) Enzymic mechanism of starch synthesis in ripening rice grains. Adenosine diphosphat glucose pathway. Archiv. Biochem. a. Biophys., 107, 1. — Rongine M. A., De Fekete a. C. E. Cardini. (1964). Mechanism of glucose transfer from sucrose into the starch granule of sweet corn. Arch. Biochem a. Biophys., 104, 1. — Simonis W. u. W. Urbach. (1963). Untersuchungen zur lichtabhängigen Phosphorylierung bei *Ankistrodesmus braunii*. IX. Beeinflussing durch Phosphatkonzentration, Temperatur, Hemmstoff, Na^+-ionen und Vorbelichtung. В «Microalgae and Photosynthetic Bacteria»: 597—611. — Urbach W. a. W. Simonis. (1964). Inhibitor studies on the photophosphorylation in vivo by unicellular *Algae* (*Ankistrodesmus*) with antimycin A, HOQNO, salicylaldoxime and DCMU. Biochem. a. Biophys. Res. Comm., 17, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 VIII 1966).

SUMMARY

An investigation of the relationship of photosynthesis and respiration in the intact cells of *Chlorella pyrenoidosa* Chick. from the standpoint of energetics was undertaken. The rate of photophosphorylation and oxidative phosphorylation was estimated indirectly, on the basis of the data of the work that can be performed by the cells at the expense of ATP. One of the processes, known to require the energy, is the biosynthesis of polysaccharides. Therefore this process was chosen as an index for the determination of the phosphorylation rate. The rate of biosynthesis of polysaccharides was estimated on the basis of the intensity of incorporation of C^{14} into these compounds.

The suspension of *Chlorella pyrenoidosa* after photosynthesis in the atmosphere with $C^{14}O_2$ was exposed to different gas mixtures. It was necessary to discern the photophosphorylation and oxidative phosphorylation. A conclusion was drawn that the energy necessary for biosynthesis of polysaccharides in the light is supplied exclusively at the expense of photophosphorylation.

In the dark oxygen was necessary for this biosynthesis. Such a conclusion was arrived at on the basis of the results of the experiments in the dark where the rate of biosynthesis of polysaccharides was correlated with the concentration of oxygen. In the light the rate of biosynthesis of polysaccharides did not depend on the concentration of oxygen.

The work on the biosynthesis of polysaccharides performed in the dark by oxydative phosphorylation amounted to 30—40% of that performed in the light when photophosphorylation took place. The exclusion of CO_2 from the atmosphere decreased the incorporation of C^{14} into polysaccharides approximately by 25—30%.

УДК 581.9 : 582.572.2 (47)

М. В. Баранова

О ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ *LILIUM* ФЛОРЫ СССР

С 9 рисунками

M. V. BARANOVA. ON THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE SPECIES OF *LILIUM* INDIGENOUS TO THE U. S. S. R.

Род *Lilium* в настоящее время представлен более, чем 100 видами. Ареал рода ограничен северным полушарием и характеризуется не только большой протяженностью с запада на восток, охватывая Северную Америку и Евразию (от Португалии до Камчатки), но и большой амплитудой распространения с юга на север, от южной Индии, где на широте 11° растет *Lilium heilgherrense* Wight, до низовья р. Енисея, где на широте 68° растет *Lilium martagon* var. *pilosiusculum* Freyn.

В Северной Америке имеется около 30 видов лилии. Ареал рода приурочен здесь главным образом к побережьям океанов. В Европе растет 10 видов лилии. Одним из центров видообразования лилии является Кавказ, где встречается 8 эндемичных видов рода. Но наибольшее разнообразие видов лилии, около 60, т. е. более половины всех видов рода, находится в Восточной Азии; следует отметить, что большинство из них являются эндемами. Там же растут представители трех близких родов — *Cardiocrinum*, *Notholirion* и *Nomocharis*, нигде более не встречающиеся. Восточная Азия является, по-видимому, центром происхождения рода *Lilium*.

На территории Советского Союза встречается 18 видов лилии. Основными районами произрастания лилии в СССР являются Кавказ (8 видов), Дальний Восток (7 видов),[1] Сибирь (3 вида).[2]

Кавказ

L. armenum I. Manden.,
L. caucasicum (Miscz.) Grossh.,
L. georgicum I. Manden.,
L. kesselringianum Miscz.,
L. ledebourii Boiss.,
L. monadelphum M. B.,
L. ponticum C. Koch,
L. szowitsianum Fisch. et Lall.

Дальний Восток

L. callosum Sieb. et Zucc.,
L. cernuum Kom.,
L. distichum Nakai,
L. maximoviczii Rgl.,
L. medeoloides Gray,
L. pulchellum Fisch.,
L. tigrinum Ker-Gawl.

Сибирь

L. dahuricum Ker-Gawl.,
L. martagon var. *pilosiusculum* Freyn,
L. tenuifolium Fisch.

[1] *Lilium cordifolium* Thunb., произрастающая на Сахалине и приводимая во «Флоре СССР», в настоящее время включена в род *Cardiocrinum* — *C. cordatum* (Thunb.) Makino.

[2] В европейской части СССР произрастает только один вид — *L. martagon* L. Во «Флоре Литовской ССР» (1963 г.) приводятся пункты произрастания *L. bulbiferum* L., но указанные пункты являются местами ее произрастания в культуре. В Средней Азии лилии отсутствуют.

Первая попытка показать на карте ареалы отдельных видов рода была сделана Г. Элвсом в монографии, посвященной лилиям (Elwes, 1880). На карте границы распространения видов были нанесены им во многих случаях неверно; в настоящее время эта карта имеет лишь историческое значение.

Карты ареалов видов лилии, к сожалению, отсутствуют в прекрасной работе Э. Вилсона, посвященной лилиям Восточной Азии (Wilson, 1925), а также и в последней монографии этого рода Х. Вудкока и В. Стерна (Woodcock a. Stearn, 1950).

В работе Ф. Стерна (Stern, 1938—1939), касающейся географического распространения рода *Lilium*, дается краткое описание распространения некоторых видов лилии, но о лилиях, произрастающих на территории Советского Союза, автор не упоминает, по-видимому, из-за отсутствия материала.

Х. Мейзель в недавно вышедшей «Сравнительной хорологии центральноевропейской флоры» (Meusel и др., 1965) дает карту ареала рода *Lilium* и как пример — ареал *L. martagon* L., произрастающего на обширной территории в СССР. Следует, однако, отметить, что границы ареала в некоторых районах нанесены им неточно.

Первая обработка лилий, произрастающих в СССР, была проведена В. Л. Комаровым во «Флоре СССР» (т. IV, 1935 г.). В 1941 г. была опубликована работа И. П. Манденовой, в которой было уделено большое внимание распространению лилии на Кавказе. Автор, используя гербарный материал, а также свои сборы, представила карты распространения всех кавказских видов лилии. Подобных работ по другим районам Советского Союза нет.

Целью настоящей статьи является представление точечных ареалов всех видов лилии флоры СССР, за исключением кавказских видов.

Материалом для составления карт ареалов послужил гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа) в Ленинграде, гербарий Биолого-почвенного института ДВ филиала СО АН СССР во Владивостоке, Гербарий Главного ботанического сада АН СССР в Москве и Гербарий биолого-почвенных факультетов Московского и Ленинградского университетов (МГУ и ЛГУ), а также собственные сборы в природе.

Кроме того, были использованы данные по Гербарию Ботанического сада Якутского филиала Сибирского отделения АН СССР в г. Якутске, Полярно-альпийского ботанического сада АН СССР в г. Кировске, и Сахалинского комплексного научно-исследовательского института в г. Ново-Александровске, любезно присланные В. Н. Дохунаевым, З. Е. Чугуновой, Г. Н. Андреевым и Е. М. Егоровой, за что автор приносит им свою искреннюю благодарность. Кроме гербарного материала, были использованы литературные данные региональных флор и отдельных работ.

Лилии европейской части СССР и Сибири

***Lilium martagon* L.** Растение до 110—130 см высоты, с цилиндрическим голым стеблем. Листья сидячие широколанцетные, 8—10 см длины и 3—4 см ширины, собранные в мутовки по 10—15 штук в каждой. Цветки чалмовидные, светло-сиреневые, крапчатые, цветоножки расположены в пазухах опушенных прицветников; доли околоцветника снаружи опушены. Цветки до 3 см в диаметре, тычинки с коричневато-бурыми пыльниками. В соцветии обычно 7—9 цветков, но встречаются экземпляры с 20 цветками. Плод обратнояйцевидная трехгранная коробочка, до 3 см высоты. Луковица яйцевидная, до 5 см в диаметре, не очень плотная, состоящая из 25—30 желтых узколанцетных чешуй. Особенностью вида является подземное прорастание семян и появление первого листа у сеянца лишь на второй год после посева семян.

Ареал *L. martagon* L. является самым обширным среди других видов рода (рис. 1). Западная граница его проходит в Португалии (8° з. д.), а восточная — вдоль нижнего и среднего течения р. Вилюя (124° в. д.) и верхнего течения р. Лены. На севере ареал вида доходит до низовья р. Енисея, достигая широты 68°, самое северное местонахождение этого

вида — 68°40′ с. ш. в Красноярском крае, на р. Хантайке (*L. martagon* var. *pilosiusculum* Freyn).

Вне территории Советского Союза ареал вида на востоке захватывает северную часть Монгольской Народной Республики — Прихубсугульский, Хэнтэйский, Хангайский, Монголо-Даурский, Хобдосский ботанико-географические районы (Грубов, 1955).

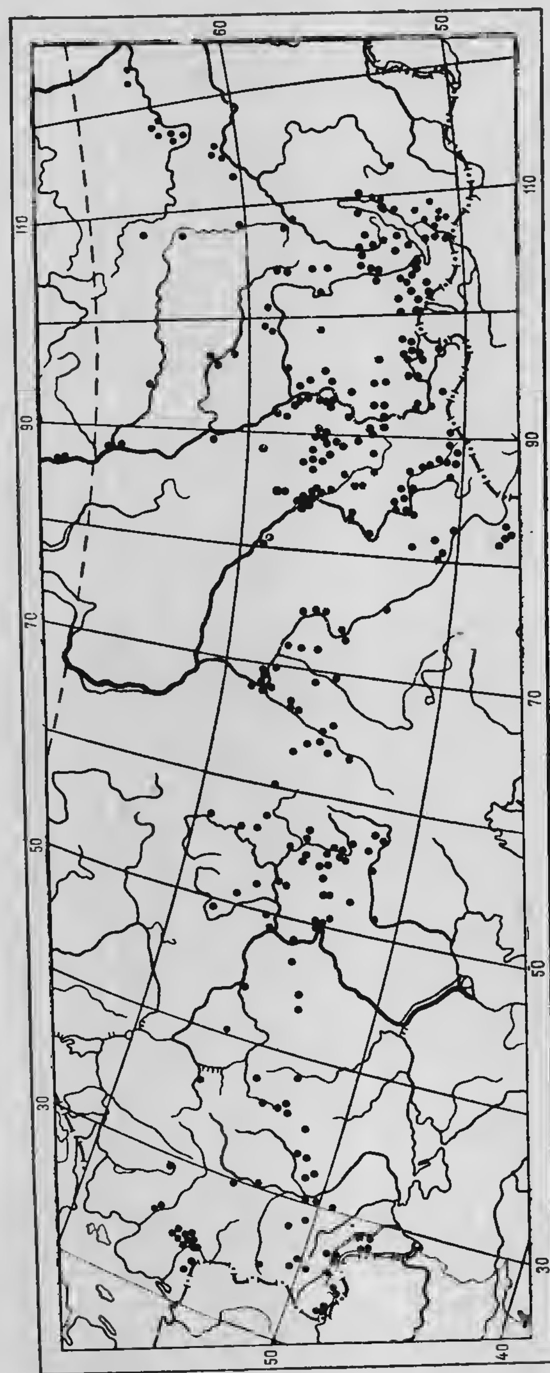


Рис. 1. Ареал *Lilium martagon* L. в СССР.

L. martagon L. является типичным мезофитом и приурочен главным образом к лесным районам. Этот вид встречается на лесных полянах, на опушках лесов среди кустарников, на разнотравных лугах.

Вид, имеющий столь обширный ареал, не может оставаться стабильным на всем пространстве. В 1879 г. из Польши был описан *L. martagon* var. *pubescens* Borb. с шероховатым, а не голым стеблем, характерным для типовой формы. В Латвийской ССР, где проходит северная граница распространения этого вида в Прибалтике, он встречается только по лесным прибрежным известковым склонам р. Западной Двины в окрестностях г. Гробиня. Интересно отметить, что эта популяция отличается от типа быстро всходящими семенами, прорастающими в первый год после посева, и высокой способностью к выгонке. Эту эндемичную лилию выделяют в самостоятельную разновидность — *L. martagon* var. *koknese*[1] (Заливский, 1955; Lacis, 1965). Возможно, что эта разновидность, произрастающая на высоких известковых берегах р. Западной Двины, сохранилась после нашествия последнего ледника. В этом плане представляют интерес сборы *L. martagon* L. в Псковской области, на Беженицкой возвышенности,[2] являющейся местом произрастания многих реликтовых растений.

[1] Описание разновидности в литературе отсутствует.

[2] *Lilium martagon* L. в ювенильной форме была собрана П. М. Добряковым и хранится в гербарии ЛГУ.

Экземпляры *L. martagon*, собранные в западных и центральных районах европейской части СССР, имеющие широкие, почти яйцевидные листья, слабое опушение стебля, прицветников и долей околоцветника или совсем лишенные опушения заметно отличаются от растений этого же вида, собранных в Сибири и даже в Заволжье; последние имеют продолговато-ланцетные листья и сильно развитое, почти паутинистое опушение прицветников и верхней части стебля. В 1890 г. эта форма была выделена в самостоятельную разновидность *L. martagon* var. *pilosiusculum* Freyn.[1] В Заволжье *L. martagon* var. *pilosiusculum* Freyn часто встречается в бассейне рек Вятки и Камы. Есть сборы этой разновидности даже из Горьковской области. В Башкирской АССР и в Пермской области около половины собранных экземпляров может быть отнесено к *L. martagon* var. *pilosiusculum* Freyn. В Сибири эта разновидность произрастает почти повсеместно.

В 1925 г. И. Селивановым была выделена разновидность *L. martagon* var. *orientale* Seliv.[2] с сероватыми цветками, темно-красными пятнами на долях околоцветника и листьями, расположенными по спирали выше и ниже срединной мутовки (Иркутская обл., Киренский р-н, д. Бочкарево). Наличие подобного облиственного стебля и более светлых по окраске цветков наблюдается нередко при выращивании *L. martagon* в местах сильно увлажненных, поэтому указанные И. Селивановым отличительные признаки недостаточны для выделения разновидности.

В природе нередко встречаются формы *L. martagon* с окраской цветков, отличающейся от типа. В Тюменской области и в окрестностях г. Абакана были собраны сильно опушенные экземпляры с желтыми цветками. В окрестностях г. Красноярска встречаются растения этого вида с белыми цветками и очень слабым опушением (Черепнин, 1959). Формы с белыми цветками были собраны также в районе нижнего течения р. Нижней Тунгуски (64° с. ш.).

Дальнейшее морфологическое и биологическое изучение *L. martagon* из различных районов СССР несомненно позволит выявить новые разновидности. На территории нашей страны их следует искать в первую очередь в Саянах и в горных районах юго-западного Забайкалья, особенно там, где вид выходит за пределы леса.

***Lilium tenuifolium* Fisch.** Растение до 75 см высоты, с цилиндрическим голым или шероховатым стеблем. Листья сидячие, линейные, 5—7 см длины и 0.4—0.5 см ширины, расположенные по спирали. Цветки чалмовидные, шарлахово-красные, без крапин, до 5 см в диаметре. Пыльники, тычиночные нити и пыльца шарлахово-красные. В соцветии обычно 5—7 цветков, но в природе встречаются экземпляры с 20 и даже 26 цветками. Плод — цилиндрическая коробочка, до 3 см высоты. Луковица удлиненно-яйцевидная, плотная, до 3—4 см высоты и 2—2.5 см в диаметре, состоящая из 5—7 белых довольно широких чешуй со слабым перехватом в их нижних частях. Особенностью вида является недолговечность луковиц, которые живут 3—4 года.

L. tenuifolium — одна из самых изящных лилий нашей страны. Ареал ее простирается от берегов Енисея на западе до Японского моря на востоке (рис. 2). Самое северное местонахождение этого вида было отмечено не широте 58°25′ (окрестности г. Енисейска).

Вне территории Советского Союза вид растет в Монгольской Народной Республике, в Северо-Восточном Китае и в северной части п-ова Кореи.

L. tenuifolium является одним из наиболее ксероморфных видов рода. Он занимает исключительно горные и предгорные районы, приурочен к сухим открытым южным каменистым склонам гор, осыпям и обрывам, где растет между камнями на глинистой, песчаной или щебнистой почве. По остепненным склонам иногда заходит и в лес, реже на луга и даже заброшенные пашни. Возможно, что неблагоприятные почвенные условия произрастания являются причиной недолговечности особей. Часто через 3—4 года после первого цветения луковица истощается и засыхает. Возоб-

[1] П. И. Мищенко (1911) принимает эту разновидность за самостоятельный вид — *L. pilosiusculum* Miscz.

[2] Экземпляры *L. martagon* var. *orientale* Seliv. представлены в гербарии БИНа.

новление растений идет семенами, дающими через 2 года после посева цветущие растения.

В. Л. Комаров во «Флоре Маньчжурии» отмечает исключительную морфологическую стойкость *L. tenuifolium* и отсутствие у него каких-либо уклоняющихся форм. Однако следует отметить, что экземпляры, собранные в различных районах ареала, все же заметно различаются. Выделяются экземпляры *L. tenuifolium*, собранные в районе Красноярска, Минусинска и Нижнеудинска, в Забайкалье (район Еравинских озер). Это карликовые растения от 7 до 20 см высоты, с узкими, почти волосовидными листьями и довольно крупными, но немногочисленными (1—2) цветками. Говорить о выделении их в ранг разновидности еще преждевременно, — нужны новые дополнительные сборы в этих районах. Боль-

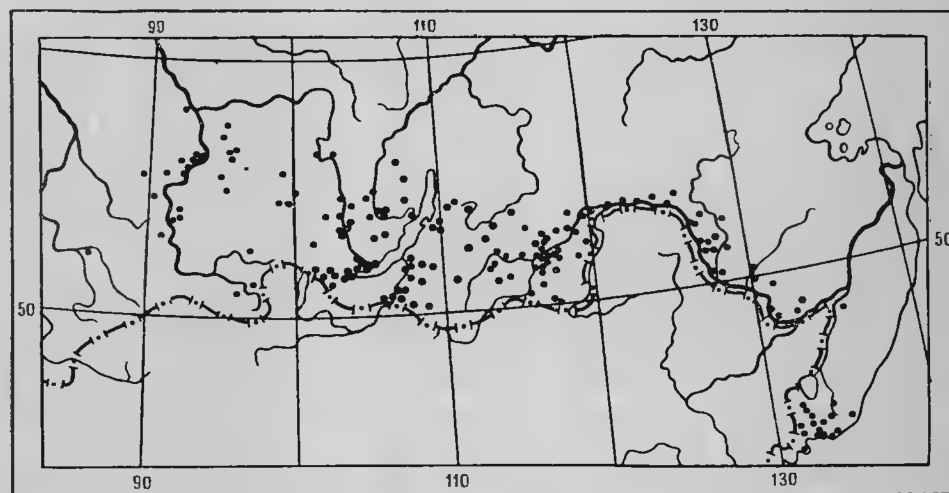


Рис. 2. Ареал *Lilium tenuifolium* Fisch. в СССР.

шой интерес для систематиков и селекционеров представляют экземпляры *L. tenuifolium* с желтыми и белыми цветками, найденные в южных районах Красноярского края.

Lilium dahuricum **Ker-Gawl.** Растение до 90 см высоты; стебель слегка ребристый, опушенный. Листья сидячие, ланцетные, 8—10 см длины, 0.8—1.3 см ширины, расположенные по спирали, часто опушены. Цветки оранжево-красные, бокаловидные, до 12—15 см в диаметре. Доли околоцветника крапчатые, снаружи опушенные. Пыльники буровато-коричневые. В соцветии от 1 до 10 цветков. Плод — округлоцилиндрическая коробочка, до 3—4 см высоты. Луковица округлая, рыхлая, до 5—6 см в диаметре, состоящая из 10—12 белых двух-, трехчленистых ланцетных чешуй.

Ареал вида занимает громадную площадь на территории СССР (рис. 3) — от Енисея на западе до Камчатки, Курильских островов и о. Сахалин на востоке. Самое северное местонахождение вида было обнаружено на широте 64°30′, на р. Нижней Тунгуске, Ногинский рудник. Большой интерес представляет нахождение этой лилии на северном побережье Охотского моря в низовьях р. Кухтуй (59°20′ с. ш., 143°20′ в. д.). По-видимому, северная граница ареала вида в этом районе должна проходить значительно севернее 59° с. ш., но отсутствие дополнительных сборов по нему в районе от р. Алдан до побережья Охотского моря не позволяет сделать окончательный вывод. То же можно сказать и о распространении этого вида на Сахалине, где пока отсутствуют его сборы из северо-восточной части острова, также еще мало изученной в ботаническом отношении.

Вне территории СССР ареал этой лилии простирается в северо-восточную часть Монгольской Народной Республики, в Северо-Восточный

Китай, северную часть п-ова Кореи и на северные острова Японии (Хоккайдо).

L. dahuricum является мезофитом и встречается на сыроватых лугах, лесных опушках, среди разнотравья на перегнойной песчаной почве, избегая, как и другие виды лилии, заболоченных участков.

Обширность ареала этого вида позволяет ожидать наличие у него морфологических отклонений в различных районах произрастания. И действительно, нужно отметить исключительный полиморфизм этого вида. Изменчивость проявляется в наличии или отсутствии опушения стебля, листьев, цветков, в характере и степени опушения и ширине листьев, очертании стебля в поперечном сечении, в наличии или отсутствии подземного (блуждающего) стебля, различиях в размерах растения, в строении луковицы, форме и окраске долей околоцветника, в нали-

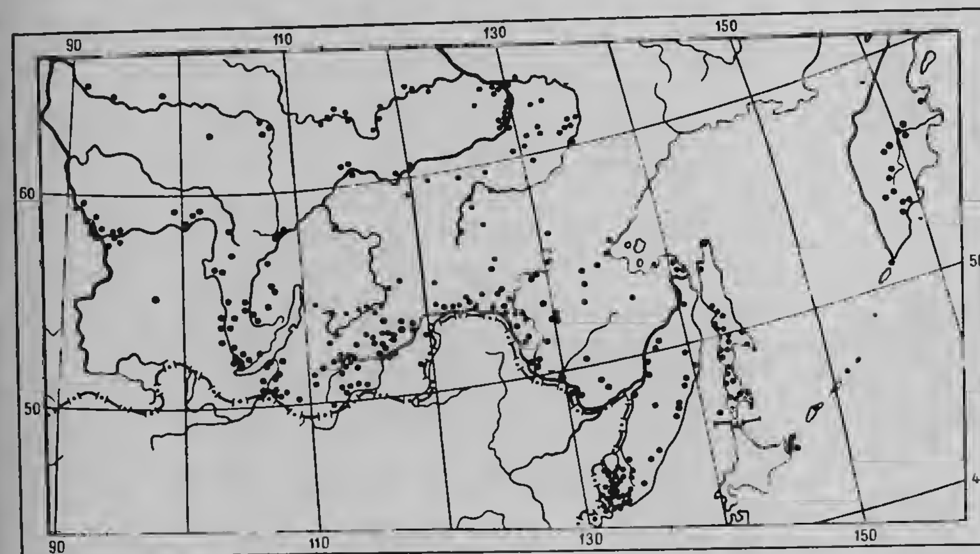


Рис. 3. Ареал *Lilium dahuricum* Ker-Gawl. в СССР.

чии (var. *costatum* Rgl.) или отсутствии нектарных полосок с сосочками на долях околоцветника и т. д. Представляют интерес в этом отношении район бассейна р. Зеи, хребет Тукурингра. Там на гольцах встречаются карликовые, иногда сильно опушенные экземпляры *L. dahuricum*. В 1920 г. О. И. Кузенева с вершин гольцов хребта Тукурингры в верховье р. Ракинды описала карликовые растения этого вида, выделив их в разновидность *L. dahuricum* var. *alpinum* Kuzen. Эти экземпляры резко отличаются от типичных: высота их не превышает 10—12 см, включая цветок; листья линейно-ланцетные, 4—5 см длины, 0.2—0.5 см ширины; паутинистое опушение стеблей, листьев и цветоножек сильно варьирует и на некоторых экземплярах выражено довольно сильно. Цветок обычно один, но размер его такой же, как у типичной формы — до 4—6 см. Карликовые экземпляры *L. dahuricum* были также собраны в горных районах западной части Амурской области, в Приморском крае и на о. Сахалин.

Вторым, не менее интересным районом, где могут быть обнаружены новые разновидности, является район юго-западного Забайкалья — низовья р. Селенги и горные районы около Кяхты и Улан-Батора. Там, на горных лесных полянах, часто встречаются экземпляры с темно-спреневыми цветками (по гербарным экземплярам). В 1939 г. в Читинской области в пойме р. Малой Ольдой был собран экземпляр этого вида с белыми цветками. Нередко в природе находят экземпляры *L. dahuricum* с желтыми цветками (*L. dahuricum* var. *luteum* R. W. Wallace).

***Lilium cernuum* Kom.** Растение до 70 см высоты, с гладким цилиндрическим стеблем. Листья сидячие, линейные, 8—10 см длины и 0.3—0.4 см ширины, расположенные по спирали и собранные преимущественно в нижней трети стебля. Цветки чалмовидные, сиреневые, крапчатые, до 3.5 см в диаметре; пыльники буровато-коричневые. В соцветии от 2 до 5 цветков. Плод — шаровидная коробочка до 2.5 см высоты. Луковица плотная, удлиненно-яйцевидная, 3—5 см высоты, 2—2.5 см в диаметре, состоящая из 7—10 белых ланцетных чешуй, имеющих слабую перетяжку в нижней трети чешуи. Луковицы недолговечны, через 3—4 года истощаются и погибают.

Рис. 4. Ареал *Lilium cernuum* Kom. в СССР.

На территории Советского Союза ареал этого вида (рис. 4) охватывает только южное Приморье — долины рек Суйфуна и Сучана, берега Уссурийского залива, район залива Посьет, о-ва Аскольд и Путятин. Самое северное местонахождение было обнаружено в Шмаковском районе к юго-востоку от оз. Ханка (44°45′ с. ш., 133° в. д.).

Вне территории СССР ареал вида занимает северную, восточную и центральную части п-ова Кореи и Северо-Восточный Китай, где из долины р. Ялу В. Л. Комаровым в 1910 г. впервые была описана эта лилия.

Вид ксероморфный и приурочен к горным и предгорным районам, встречается на каменистых склонах, среди скал, на горных каменистых лугах среди поросли монгольского дуба и маньчжурской лещины, чаще на тонком слое перегноя вместе со щебнем на глинисто-каменистой почве.

L. cernuum по ряду морфологических и биологических признаков (строение луковиц, цветка, листьев, общий габитус растения, недолговечность особей, условия обитания, ареал) очень близок к *L. tenuifolium* Fisch. и является, по-видимому, обособившейся южной формой этого вида. В 1917 г. Накаи из п-ова Кореи была описана форма *L. cernuum* var. *candidum* Nakai с белыми цветками и буроватыми пятнами на долях околоцветника.

Рис. 5. Ареал *Lilium callosum* Sieb. et Zucc. в СССР.

***Lilium callosum* Sieb. et Zucc.** Растение до 100 см высоты, с цилиндрическим округлым голым стеблем. Листья сидячие, узколанцетные, 8—10 см длины, 0.5—0.6 см ширины, расположенные по спирали. Цветки чалмовидные, кирпично-красные, до 2.5 см в диаметре. На концах долей околоцветника имеются мозолистые утолщения, отсюда и название этого вида «callosum». В период цветения доли околоцветника сильно закручиваются в верхней трети. Пыльники красные. В соцветии от 2 до 6 цветков. Плод — продолговатоовальная коробочка до 3 см высоты. Луковица шаровидная, чуть сплюснутая у полюсов, до 2.5 см в диаметре, состоящая из 7—9 белых широкоовальных чешуй, со слабой перетяжкой их в нижней трети.

Ареал вида на территории Советского Союза ограничен только южным Приморьем и Хабаровским краем в районе низовьев р. Уссури (рис. 5); на север он доходит до широты 48°30′. Основное распространение вида находится вне территории СССР. Ареал *L. callosum* является самым большим среди восточноазиатских видов. Он охватывает Северо-Восточный и Центральный Китай (провинция Хубей), северную часть о. Киусу, о-ва Хонсу и Сикоку в Японии, о-ва Рюкю и о. Тайвань (Wilson, 1925; Ohwi, 1965).

Вид мезофитный, произрастает на разнотравных лугах, среди редких кустарников, по склонам сопок, часто на перегнойной почве.

В пределах ареала вида на территории Советского Союза особи однотипны и отклонения в морфологических признаках незначительны, но в пределах обширного ареала, далеко простирающегося с юга на север, новые формы непременно должны быть обнаружены. Уже описана форма с желтыми цветками с о-вов Окинава в Японии — *L. callosum* var. *flaviflorum* Makino.

Вид близок к *L. tenuifolium*, но является мезофитным и более южным по распространению.

Рис. 6. Ареал *Lilium tigrinum* Ker-Gawl. в СССР.

***Lilium maximoviczii* Rgl.** Растение до 150 см высоты, с цилиндрическим голым стеблем, коленчато изогнутым в нижней части. В верхней трети стебель слабо опушен. Листья сидячие, ланцетные, на концах заостренные, 10—12 см длины, 1.5—2 см ширины, с 5—7 жилками, расположенные по спирали. Цветки чалмовидные, оранжево-красные, до 7—9 см в диаметре, с черными пятнами на долях околоцветника; пыльники буровато-коричневые. В соцветии 12—15 цветков. Плод — округлоцилиндрическая коробочка до 3—4 см высоты. Луковица широкояйцевидная, плотная, до 2.5 см высоты, до 4 см в диаметре, состоящая из 4—6 белых широкоовальных чешуй. Прежде чем появиться над землей, стебель, отходящий от луковиц, растет горизонтально под землей. Подземная часть стебля иногда достигает 30 см и на нем формируются однолетние придаточные корни и луковицы-детки.

Ареал *L. maximoviczii* Rgl. охватывает горные районы п-ова Кореи и Японии (северная часть о. Хонсю), а также северо-восток Китая (Комаров, 1949).[1]

На территории Советского Союза эта лилия была собрана только в южном Приморье, в Хасанском районе около пос. Лебединое, у подножья сопки (сборы В. Н. Ворошилова).

L. maximoviczii Rgl. произрастает в долинах рек, на сопках среди трав и кустарников, часто на перегнойной почве.

***Lilium tigrinum* Ker-Gawl.** Растение до 120 см высоты, с цилиндрическим стеблем, покрытым паутинистыми белыми волосками. Листья сидячие, ланцетные, 8—12 см длины и 1.5—2 см ширины, расположенные по спирали. В пазухах листьев формируются по 1—2 луковички-бульбы с буровато-коричневыми наружными чешуями. Цветки чалмовидные, оранжево-красные, с черными пятнами на долях околоцветника, до 8—10 см в диаметре; пыльники буровато-коричневые. В соцветиии до 15 цветков. Луковица яйцевидная, плотная, до 3 см высоты и 2.5—3 см в диаметре, состоящая из 6—8 белых широкоовальных чешуй, не имеющих перетяжек.

[1] Во «Флоре Маньчжурии» под названием *L. tigrinum* Ker-Gawl. В. Л. Комаров описал *L. maximoviczii* Rgl.

L. tigrinum Ker-Gawl. — одна из самых старых лилий в культуре, поэтому определение мест ее естественного распространения представляет большую сложность. Известно несколько районов ее произрастания на территории Советского Союза (рис. 6): в южном Приморье (долина среднего течения р. Суйфун, побережье залива Посьет, долина р. Сучан), на южном Сахалине (побережье Анивского залива, п-ов Крильон, долина р. Яблочной) и на Курильских островах (только на о. Кунашир на берегу Охотского моря, на разнотравно-кустарниковом лугу; Воробьев, 1956).

Вид является мезофитом и приурочен к долинам рек, где встречается среди разнотравья, чаще на перегнойных аллювиальных почвах.

L. tigrinum очень близок к *L. maximoviczii*, но отличается от последнего наличием бульб в пазухах листьев и отсутствием подземного горизонтального стебля.

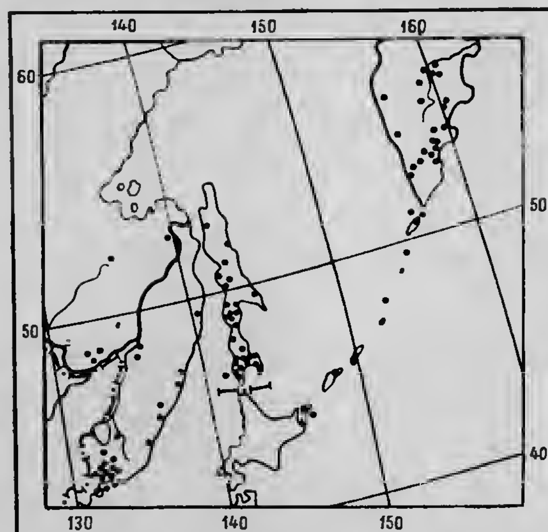


Рис. 7. Ареал *Lilium medeoloides* Gray в СССР.

***Lilium medeoloides* Gray.** Растение до 80 см высоты, с цилиндрическим голым стеблем. Листья сидячие, ланцетные, 8—10 см длины, 1—1.5 см ширины, собранные часто лишь в одну мутовку, расположенную в средней части стебля. В мутовке 8—10 листьев. Цветки оранжево-красные, до 5 см в диаметре, доли их яйцевидные, крапчатые, слабо отогнутые назад, нижние две доли околоцветника заметно раздвинутые. Плод — округлоцилиндрическая коробочка, до 3 см высоты. Луковица округлая, до 2.5 см в диаметре, составлена 7—10 белыми ланцетными чешуями. Каждая чешуя в средней части перетянута и ее верхняя часть напоминает по форме зерно овса.

Ареал вида занимает территорию к востоку от долины р. Буреи, среднего и нижнего течения р. Амура, доходя на север до 54° с. ш., до Сахалина, Курильских островов и Камчатки (рис. 7). На Камчатке вид распространен главным образом в юго-восточной части полуострова, лишь единичные экземпляры его собраны в юго-западной части (пойма р. Воровской). Северная граница ареала на Камчатке проходит на широте 56° (среднее течение р. Камчатки). Вне территории СССР вид распространен в Японии (о-ва Хоккайдо и Хонсю), в южной части п-ова Кореи и в Китае (провинция Чжэцзян).

Вид является гигромезофитом, произрастает в долинах рек, по сырым склонам в лесах, среди кустарников, на лугах среди высокотравья на сырой перегнойной почве. Реже встречается среди скальной растительности, проникая из соседних луговых и лесных ценозов.

***Lilium distichum* Nakai.** Растение до 80 (130) см высоты, с цилиндрическим голым стеблем. Листья сидячие, широколанцетные, 10—12 см длины, 3—4 см ширины, собранные в мутовку в средней части стебля. Цветки оранжевые, 7—9 см в диаметре, доли околоцветника слабо отклоненные назад, две нижние доли, так же как и у *L. medeoloides*, заметно раздвинуты. В соцветии от 2 до 10 цветков. Плод — округлоцилиндрическая коробочка до 2.5 см высоты. Луковица округлая, рыхлая, до 2—2.5 см в диаметре, составленная 20 белыми членистыми чешуями.

Ареал вида охватывает долину среднего течения р. Амура, заходя на север до 48° с. ш., в долину р. Уссури, южное Приморье и на побережье Японского моря (рис. 8). Большой интерес представляют сборы этого вида в низовье р. Буреи — 49°50′ с. ш. и 130° в. д. Это самое западное местонахождение вида.

Вне территории СССР вид растет в Северо-Восточном Китае и в северной и центральной части п-ова Кореи.

L. distichum — гигромезофит, встречается в лесах, на пологих склонах сопок и лесных полянах среди разнотравья, в затененных сырых местах на перегнойной глинистой почве.

Вид, как отмечает Э. Вильсон (1925), является критическим. Он очень близок к *L. medeoloides* Gray, *L. tsingtauense* Gilg, а также к *L. hansonii* Leichtlin, произрастающей на п-ове Корея, однако отличается от двух последних луковичными чешуями, не имеющими перетяжек. Несмотря на признание самостоятельности всех четырех видов, для более четкого разграничения их необходимы дальнейшие всесторонние исследования.

Рис. 8. Ареал *Lilium distichum* Nakai в СССР.

***Lilium pulchellum* Fisch.** Растение до 60 см высоты, стебель прямой, гладкий, зеленый. Иногда встречаются экземпляры с подземным блуждающим горизонтальным стеблем. Листья ланцетные, 8—10 см длины и 0.8—1 см ширины, блестящие, расположенные по спирали. Бутоны сильно опушенные. Цветки ярко-шарлаховые, без пятен на долях околоцветника, бокаловидные, до 5—6 см в диаметре. Пыльники и рыльце ярко-шарлаховые. Столбик короче завязи — признак, отличающий этот вид от других видов лилии. На стебле до 4—6 цветков. Плод — округлая коробочка, до 2 см высоты. Луковица широкояйцевидная, плотная, до 2.5 см высоты и 3 см в диаметре, состоит из 15—20 белых широкоовальных чешуй. Луковицы недолговечны.

Ареал *L. pulchellum* занимает территорию от Даурии до южного Приморья (рис. 9). Западная граница ареала проходит по р. Шилке, а самым северным пунктом местонахождения этой лилии является среднее течение р. Тунгир в Олекминском районе Якутской АССР — 55° с. ш. и 121° в. д. (сбор В. Н. Сукачева). Следует отметить, что на территории Советского Союза этот вид еще слабо изучен.

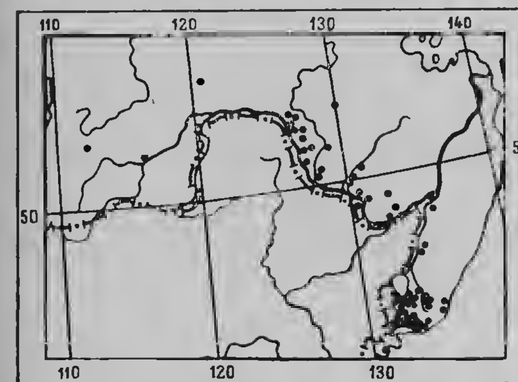


Рис. 9. Ареал *Lilium pulchellum* Fisch. в СССР.

Вне территории Советского Союза *L. pulchellum* произрастает в Северо-Восточном Китае и в северной части п-ова Кореи.

Вид приурочен к возвышенным открытым склонам сопок, песчаным холмам, увалам, растет среди кустарников, иногда встречается на разнотравных сухих, реже сырых лугах; в последнем случае растения сразу реагируют на избыток увлажнения и плодородие почвы увеличением своих размеров и числа цветков.

Вид близок к *L. concolor* Salisb., произрастающей в центральных провинциях Китая (Хубей, Хунань, Юньнань) и имеющей много разновидностей.

Итак, на территории Советского Союза растет 18 видов лилии, ареалы которых различны и по размеру и по приуроченности к определенным экологическим условиям.

Ареал рода *Lilium* на территории СССР занимает громадную площадь. В СССР лилии не встречаются лишь в Средней Азии и севернее 60° с. ш. в европейской и в крайней северо-восточной части Советского Союза (к востоку от р. Индигирки). Северная граница ареала рода в СССР почти совпадает с северной границей леса. До этой границы доходят *Lilium martagon* var. *pilosiusculum* (до 68°40′ с. ш.) и *L. dahuricum* (до 64°30′ с. ш.). Оба вида имеют самое северное распространение среди всех видов рода. Подобное распространение лилий связано с приуроченностью ее видов к лесной зоне, где луковицы растений надежно защищены в зимний период снегом и лесной подстилкой.

Произрастая на громадной территории равнинных лесов в относительно сходных почвенно-климатических условиях, популяции *L. martagon* не имеют резких отклонений от типичной формы. Но как только вид попадает в горы, где экологические условия иные, у него наблюдается возникновение новых признаков, причем часто настолько существенных, что можно говорить о выделении новых разновидностей. Примером этого могут служить многочисленные разновидности *L. martagon*, описанные на Балканах и в Альпах. В этом отношении большой интерес могут представлять на территории СССР сборы лилий из Саян и юго-западных районов Забайкалья, где могут быть описаны новые формы *L. martagon*, *L. dahuricum* и *L. tenuifolium*.

Ареалы видов лилии, приуроченных к горным районам, обычно не заходят севернее 48—55° с. ш. Но следует отметить, что те из них, которые имеют более северное распространение (*L. tenuifolium*, *L. pulchellum*), как правило, имеют недолговечные луковицы. Эта биологическая особенность, по-видимому, является своеобразным показателем северного предела распространения вида.

Виды лилий, произрастающие на территории Советского Союза, по их приуроченности к определенным экологическим условиям можно разделить на две основные группы: мезофиты и ксерофиты. Первые произрастают в условиях достаточного увлажнения: в лесах, долинах рек, на лугах — это *L. martagon*, *L. tigrinum*, *L. callosum*, *L. dahuricum*. Среди этой группы выделяются гигромезофиты (*L. distichum*, и *L. medeoloides*), произрастающие в районах, наиболее увлажненных. Ксерофитные виды — *L. tenuifolium*, *L. pulchellum*, *L. dahuricum* var. *alpinum* — распространены в предгорьях, на склонах сопок, в горах. Однако, несмотря на различие в условиях местообитания различных видов, общим для всех видов лилий является их обязательная приуроченность к участкам, имеющим хороший дренаж.

Знание ареала и приуроченности каждого вида к определенным экологическим условиям имеет большое значение при интродукции лилии, все виды которой являются высокодекоративными растениями, и их интродукция в новые районы крайне желательна.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. В. (1956). Материалы к флоре Курильских островов. Тр. ДВ филиала АН СССР, сер. биолог., III (V).— Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики.— Заливский И. Л. (1955). Селекция и интродукция лилии в Ленинграде. Бюлл. Главн. бот. сада, 23.— Комаров В. Л. (1949). Флора Маньчжурии, I. Избранные сочинения. III.— Кузенева О. И. (1920). Список растений, собранных Зейскими экспедициями в Амурской области, I. Тр. Бот. муз. АН СССР, XVIII.— Манденова И. П. (1941). Лилии Кавказа. Тр. Тбилисск. бот. сада АН ГрузССР, VIII.— Мищенко П. И. (1911). К систематике и географии некоторых видов семейства *Liliaceae*. Тр. Бот. муз. АН СССР, VIII.— Черепнин Л. М. (1959). Флора южной части Красноярского края, 2.— Elwes H. J. (1880). A monograph of the genus *Lilium*. — Lacis J. (1965). *Lilium martagon* of Soviet Russia and Soviet Latvia. The Lily year book.— Lietuvas TSR Flora. (1963). II.— Meusel H., E. Jäger, E. Weinert. (1965). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora.— Ohwi J. (1965). Flora of Japan.— Stern F. C. (1938—1939). A geographical survey of the genus *Lilium*. Proceeding of the Linnean society of London, 151 session, I.— Wilson E. H. (1925). The Lilies of Eastern Asia.— Woodcock H. D. a. W. T. Stearn. (1950). Lilies of the World.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 V 1966).

SUMMARY

Pricise maps of distribution areas of the species of *Lilium* indigenous to the U.S.S.R. (except the Caucasian species) are given in the article.

The areas were plotted on the basis of the evidence obtained from the herbaria of the botanical institutions of Leningrad, Moscow, Vladivostok, Yakutsk and Kirovsk, as well as from the relevant author's collections.

Some regions are indicated where the discovery of new varieties of *Lilium martagon*, *L. tenuifolium* and *L. dahuricum* might be expected (Sayany Mts., south-western districts of Transbaikalia).

Mesophytic and xerophytic species are distinguished, which is important from the standpoint of their introduction.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 531.42 : 582.34 : 591.553

И. М. Успенская

ОПРЕДЕЛЕНИЕ МАССЫ МОХОВОГО ПОКРОВА В БИОГЕОЦЕНОЗАХ ШИРОКОЛИСТВЕННО-ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ В СВЯЗИ С ИХ ПАРЦЕЛЛЯРНОЙ СТРУКТУРОЙ

I. M. USPENSKAYA. THE DETERMINATION OF THE MASS OF MOSS CARPET IN THREE TYPES OF BROADLEAVED-SPRUCE FORESTS IN CONNECTION WITH THEIR PARCELLAR STRUCTURE

Сведения о запасах фитомассы мохового покрова лесных биогеоценозов очень немногочисленны (Tamm, 1954; Арискина, 1962). Особенно это касается биогеоценозов подзоны широколиственно-еловых лесов, где моховой покров сильно разрежен, иногда представлен отдельными пятнами и не дает мощного ковра, характерного для таежных ельников зеленомошной группы типов.

Различия между парцеллами одного и того же типа леса бывают обусловлены в основном свойствами породы-эдификатора данной парцеллы, неравномерной густотой стояния деревьев, микрорельефом и т. д. и выражаются большим количеством самых разнообразных биологических показателей: особенности лесовозобновления, направление почвообразовательного процесса, состав комплексов беспозвоночных (Дылис и др., 1964). Заметно различаются парцеллы и в отношении мохового покрова, так как мхи очень чутко реагируют на малейшее изменение условий среды. Поэтому такие характеристики парцелл, как микрорельеф, свойства породы-эдификатора, мощность опада древесных пород, развитие и состав травяного покрова, влажность почвы, степень затенения и т. д., вместе взятые, определяют видовой состав и мощность мохового покрова, который сильно различается по парцеллам; как следствие влияния этих показателей варьирует и масса мохового покрова.

Определение продуктивности мохового покрова проводилось в трех типах леса: ельнике с дубом волосистоосоковом и ельнике с липой волосистоосоково-зеленчуковом, типичных для Московской обл., и в ельнике с липой волосистоосоково-мшистом, по своему характеру напоминающем ельники-зеленомошники южной тайги. В каждой парцелле этих типов леса закладывались учетные площадки (повторность 5-кратная) размером 0.5 м^2 в первых двух типах и 0.25 м^2 в третьем типе, характеризующемся хорошо развитым (в отдельных парцеллах почти сплошным) моховым покровом. В некоторых парцеллах, где моховой покров представлен редкими пятнами, размер учетных площадок увеличивался до 1 м^2. Всего было заложено 150 площадок. Мхи отделялись от подстилки, комочков почвы и других примесей и взвешивались в воздушно-сухом состоянии, причем определялась вся масса мхов, а не только их зеленой части. Результаты учетов обработаны статистически и приведены в таблице.

Принято считать, что моховой покров широколиственно-еловых лесов беден по видовому составу и массе. Однако проведенная работа показала, что при площади выявления около 1 га моховой покров сложных ельников Подмосковья насчитывает свыше 40 видов (в разных типах леса от 28 до 35 видов) листостебельных и печеночных мхов.

Запасы фитомассы мохового покрова изучаемых типов сложных ельников довольно значительны: в ельнике волосистоосоковом с дубом и ельнике с липой волосистоосоково-зеленчуковом — около 150 кг/га, в ельнике с липой волосистоосоково-мшистом — до 400 кг/га. Эти величины в общем ниже, хотя и одного порядка с запасами мхов в зеленомошных сосняках и ельниках Татарии, которые рассчитаны нами по данным Н. П. Арискиной (1962), но значительно ниже запасов, приводимых Таммом (Tamm, 1954) для хвойных лесов Швеции (от 455 до 700 кг/га, при максимальных запасах 1000—1300 кг/га).

Масса мхов широколиственно-еловых лесов по лесным парцеллам (в воздушно-сухом состоянии)

Парцелла	Вес мхов (в г/м^2)			Площадь парцеллы		Вес мхов	
	M ± m	σ	V	м^2	%	кг/га	%
Ельник с дубом волосистоосоковый							
Елово-волосистоосоковая	0.32 ± 0.09	0.22	68.7	5600	56	1.8	1
Елово-кисличная	16.62 ± 3.16	7.07	42.5	2300	23	38.2	25.5
Елово-щитовниковая	3.92 ± 0.39	0.88	22.1	300	3	1.2	1
Елово-костянично-пальчатоосоковая	6.60 ± 1.52	3.39	51.4	300	3	2.0	1
Березово-мертвопокровная	Мхи отсутствуют			100	1	—	—
Дубово-снытевая	34.76 ± 7.81	17.50	50.3	400	4	13.9	9
Дубово-осиново-зеленчуково-медуничная	32.26 ± 6.50	14.57	45.1	100	1	3.2	2
Осиново-снытевая	8.36 ± 1.45	3.24	38.8	50	0.5	0.4	0.5
Крупнопапоротниковая в окне	110.38 ± 16.30	36.5	33.1	800	8	88.3	59
Снытевая в окне	18.84 ± 1.72	3.8	20.4	50	0.5	0.9	1
Итого	—	—	—	10^4	100	149.9	100
Ельник с липой волосистоосоково-мшистый							
Елово-пальчатоосоково-мшистая	137.56 ± 20.09	43.9	31.7	2390	24	328.8	82
Елово-волосистоосоковая	4.14 ± 0.55	1.2	29.8	5270	53	21.8	6
Елово-липовая	3.76 ± 0.94	2.1	56.1	1210	12	4.6	1
Осиново-липовая	7.98 ± 1.30	2.9	36.6	650	6.5	5.2	1
Осиново-снытевая	18.77 ± 2.02	4.5	24.2	230	2	3.4	1
Крупнопапоротниковая в окне	135.42 ± 18.25	40.9	30.2	200	2	27.1	7
Хвощевая в окне	124.06 ± 26.51	59.4	47.8	50	0.5	6.2	2
Итого	—	—	—	10^4	100	397.1	100
Ельник с липой волосистоосоково-зеленчуковый							
Елово-зеленчуковая	6.81 ± 0.88	1.94	28.4	2800	28	19.1	12.5
Елово-волосистоосоковая	1.33 ± 0.25	0.62	46.1	2000	20	2.7	2
Елово-кисличная	19.87 ± 5.79	12.99	65.0	900	9	17.9	11.5
Елово-осиново-зеленчуково-медуничная	12.75 ± 2.77	6.21	48.7	800	8	9.2	6
Елово-осиново-костяничная	17.02 ± 3.39	7.60	44.7	700	7	11.9	8
Елово-пальчатоосоково-мшистая	44.89 ± 5.71	12.79	28.6	700	7	31.4	20
Елово-щитовниковая	32.80 ± 6.88	15.43	47.1	600	6	19.7	12.5
Елово-липовая	5.98 ± 0.82	1.83	30.6	600	6	3.6	2
Елово-лещиново-волосистоосоковая	3.60 ± 1.45	3.24	91.0	100	1	0.4	0.2
Елово-лещиновая	5.02 ± 1.48	3.32	66.2	100	1	0.5	0.3
Осиново-снытевая	25.28 ± 5.94	11.88	47.0	100	1	2.5	1
Дубово-снытевая	28.52 ± 6.14	13.75	49.2	50	0.5	1.4	1
Дубово-медунично-зеленчуковая	26.55 ± 4.72	10.58	39.8	50	0.5	1.4	1
Крупнопапоротниковая в окне	69.00 ± 19.78	44.60	64.7	500	5	34.6	22
Итого	—	—	—	10^4	100	156.4	100

Примечание. Для перевода воздушно-сухого в абсолютно сухой вес мхов (с вычетом отмытых из образцов минеральных частиц) приведенные величины запасов нужно уменьшить на 15%.

Парцеллярный подход к изучению разных компонентов лесных биогеоценозов и отдельных ярусов фитоценозов, в частности мохового покрова, дал очень интересные результаты. В изучаемых типах леса парцеллы довольно резко отличаются друг от друга по массе мхов в наземном покрове. Так, например, елово-волосистоосоковые парцеллы, характеризующиеся развитым травяным покровом с преобладанием осоки волосистой *Carex pilosa* и относительной бедностью и сухостью верхнего горизонта

почвы, имеют наименьшую массу мхов (величины порядка 1—4 г/м²). Самые большие запасы мхов (величины порядка 70—110—140 г/м², т. е. в 40—70 раз больше, чем в елово-волосистоосоковых, и даже больше, чем в елово-пальчатоосоково-мшистых парцеллах, имеющих для разных типов леса массу мхов от 45 до 140 г/м²) отмечены в парцеллах «окон». В парцеллах, связанных с лиственными породами, — осиной и дубом — наблюдаются средние между этими величинами запасы мхов (в парцеллах с дубом — от 27 до 35 г/м², в парцеллах, контролируемых осиной, — от 8 до 25 г/м²).

Статистическая обработка полученных материалов показала, что при имеющемся количестве повторностей коэффициент вариации составляет в среднем около 40%. Такой разброс данных, а следовательно и достоверность учета при небольших выборках, можно значительно сократить, если массу мхов на кротовинах учитывать отдельно от массы мхов на остальной площади парцеллы. Необходимость такого приема обусловлена специфичным составом мхов на кротовинах; к тому же состав и мощность моховых синузий на кротовинах очень изменчивы в зависимости от возраста кротовин.

Учет массы мхов по лесным парцеллам дает более точные результаты, чем учет для типа леса в целом, так как в первом случае учитывается соотношение территорий, занятых отдельными парцеллами. При учете же, производимом независимо от парцелл, величины запасов неизбежно оказываются заниженными (см. таблицу), так как при случайном расположении площадок на пробной площади в целом значительная часть их попадает на парцеллы, имеющие наибольшие площади, но характеризующиеся небольшой массой мхов (например, елово-волосистоосоковые парцеллы в ельнике волосистоосоковом с дубом и ельнике с липой волосистоосоково-зеленчуковом).

В методическом отношении учет массы мхов по парцеллам дает хорошие результаты. По нашим расчетам, при заданной точности 10% масса мохового покрова определяется при учете по парцеллам с точностью в 4 раза более высокой, чем при суммарном определении для типа леса в целом, при этом требуется всего лишь на 25% большее число повторностей.

Моховой покров в широколиственно-еловых лесах имеет богатый видовой состав и сложную мозаичную структуру. Для получения более достоверных результатов при определении запасов мохового покрова лучше брать небольшие учетные площадки (например, 25×25 см), но с большей повторностью, определяемой в ходе статистической обработки ранее собранного материала. Практикуемый учет массы мхов на 10 площадках размером 1 м², как это рекомендуется методическими указаниями (Ремезов и др., 1963), в биогеоценозах широколиственно-еловых лесов может не дать достоверных результатов, не говоря уже о трудоемкости отбора мхов с таких больших площадок.

Литература

Арискина Н. П. (1962). Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики. Бот. журн., 5. — Дылис Н. В., А. И. Уткин, И. М. Успенская. (1964). О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. Бюлл. МОИП, сер. биолог., 69, 4. — Ремезов Н. П., Л. Е. Родин, Н. И. Базилевич. (1963). Методические указания к изучению биологического круговорота зольных веществ и азота наземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса. Бот. журн., 6. — Tamm C. O. (1954). Growth, yield and nutrition in carpets of a forest moss (*Hylocomium splendens*). Medd. fr. stat. Skogsförs-anst., 43, 1.

Лаборатория лесоведения АН СССР,
с. Успенское Московской обл.

(Получено 25 IV 1966).

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.892 : (597.1)

И. В. Грушвицкий и Н. Т. Скворцова

ДВА НОВЫХ ВИДА *SCHEFFLERA* FORST. ИЗ ДЕМОКРАТИЧЕСКОЙ РЕСПУБЛИКИ ВЬЕТНАМ

С 6 рисунками

I. V. GRUSHVITZKY AND N. T. SKVORTZOVA. TWO NEW SPECIES OF *SCHEFFLERA* FORST. FROM THE DEMOCRATIC REPUBLIC OF VIETNAM

В октябре 1963 г. один из авторов[1] совершил ряд маршрутов в окрестностях местечка Шапа в провинции Лаокай Демократической Республики Вьетнам (ДРВ). Этот горный район (1500—1700 м над ур. м.), расположенный у подножья высочайшего в Индокитае горного поднятия горы Фансипан (3142 м), оказался прибежищем большого разнообразия представителей сем. аралиевых *Araliaceae*.

Аралиевые Вьетнама изучены еще очень слабо. В обработке Вигье (Viguier, 1923) для всего Индокитая приводится немногим более 20 видов. В то же время даже при кратковременной работе только в окрестностях Шапа нами было собрано около 25 различных видов этого семейства. В одной провинции Юньнань (Китайская Народная Республика), расположенной в непосредственном соседстве и к северу от посещенной территории ДРВ (пров. Лаокай), отмечается более 70 видов и разновидностей аралиевых (Li, 1942).

Особенно большое разнообразие представителей этого семейства было обнаружено нами при посещении (22 и 23 октября 1963 г.) заповедного участка Ло Сы Тун (около 1500 м над ур. м.), вблизи питомника лекарственных растений, в 7 км к северо-западу от Шапа. Это — горный вечнозеленый двухъярусный лес с господством в первом ярусе (высотой 15—20 м) представителей сем. *Fagaceae* (вечнозеленые виды родов *Quercus*, *Castanopsis* и др.), *Theaceae*, *Lauraceae*, *Magnoliaceae*, *Hamamelidaceae*, *Altingiaceae* и др. (Thai van Trung, 1962). Здесь в зарослях и были обнаружены семь экземпляров нового вида шеффлеры *Schefflera* Forst.

Прямой бурый неколючий ствол найденных растений в верхней части канделябровидно ветвился. Каждое из трех ответвлений в свою очередь разветвлялось вильчато; конечные ветви близ вершины несли по 15—17 сближенных огромных длинночерешковых листьев из 14—15 листочков каждый и крупное терминальное соцветие до 80 см длины (рис. 1).

В обширном роде *Schefflera*, имеющем пантропическое распространение, преобладают типичные пальчато-сложные листья, обычно с 5—9 листочками. Значительно более редки виды с тройчатыми и даже с однолисточковыми листьями. Так же редки в роде многолисточковые листья (с 10 и более листочками). Во флоре Вьетнама до сих пор не значится таких видов, за исключением описанной Гармсом (Harms, 1937) шеффлеры шапанской *Schefflera chapana* Harms, собранной в 1932 г. французским ботаником Петло (Pételot) также в окрестностях Шапа на той же высоте (1500 м), что и наши образцы. К сожалению, послуживший для описания экземпляр (или экземпляры ?), следовательно тип вида, хранившийся в гербарии Далемского музея в Западном Берлине, как нам удалось выяснить при любезном содействии проф. Ф. Бадера и проф. Г. Шульце-Менца, погиб в годы войны. Но даже краткое описание этого вида в работе Гармса, как мы покажем, позволяет установить достаточно отчетливые отличия шеффлеры шапанской от растений, найденных нами.

[1] Маршруты совершались и сбор растений производился И. В. Грушвицким совместно с сотрудником Института биологически активных веществ Дальневосточного филиала СО АН СССР П. Г. Горовым (г. Владивосток) и заведующим кафедрой фармакогнозии и ботаники Института медицины и фармации профессором До Тот Лоем (г. Ханой).

В дополнение к нашей находке мы получили два идентичных образца многолисточковой шеффлеры (12—13 листочков в листе) от польских ботаников Я. Корнаса (Краков) и Т. Пшибельского (Курник, близ Познани), собранных ими в совместной экскурсии 10 ноября 1963 г. также в окрестностях Шапа в 2—3 км от поселка на высоте 1500—1600 м над ур. м. в горном лесу с участием в древостое видов *Fagaceae*, *Theaceae*, *Lauraceae* и др. По любезному сообщению Я. Корнаса этот лес изменен проведенными рубками, следствием которых явилось значительное местами развитие возобновления вторичного древостоя. Как раз в таком месте близ лесной дороги и было найдено растение.

Общей особенностью листьев наших образцов и образцов, собранных польскими ботаниками, помимо большого числа листочков, является их своеобразное расположение на концах длинных черешков пучками, подобно цветкам в зонтике (расположение листочков в листе у *Schefflera chapana* в диагнозе Гармса не оговорено).

Рис. 1. Верхушка побега *Schefflera vietnamensis* Grushv. et N. Skvorts. на месте находки растения. (Фот. П. Г. Горового).

В ходе анализа литературы по аралиевым Восточной и Юго-Восточной Азии мы установили, что два вида *Schefflera* с подобным расположением листочков уже описаны из южных провинций КНР в непосредственной близости от провинции Лаокай ДРВ.

Sch. hainanensis Merr. et Chun (до 16 листочков в листе) была описана впервые с о. Хайнань (Merrill et Chun, 1935). Единственная находка, датированная 30 X 1939, была осуществлена на высоте 1500 м над ур. м. в Фанья (Fanya, Ng Chi Ling). Позднее вегетирующий ювенильный экземпляр этого растения был обнаружен в Биньбянь (пров. Юньнань) по р. Красной вблизи границы ДРВ.

Описание другого вида — *Sch. metcalfiana* Merr. было сделано в монографии Ли (Li, 1942) по двум гербарным образцам, собранным в Гуанси-Чжуанском автономном районе (г. Шивантайман, южнее г. Наньшина; г. Шивантайман, близ дер. Тан-Лун).

Изображения этих экземпляров *Schefflera hainanensis* в работе Мерилла и Чуна (Merrill a. Chun, 1935, 1 : 67) и *Sch. metcalfiana* в монографии Ли (Li, 1942, fig. 2), а также гербарный образец (голотип) первого вида, полученный нами из гербария Института ботаники АН КНР в г. Гуанчжоу (КНР), позволили установить, что, так же как у образцов из Шапа, листочки у них располагаются в листе пучком. Эта своеобразная особенность, как ни странно, осталась неотмеченной авторами описаний.

Сравнительно-морфологическое изучение всех названных образцов позволило нам прийти к заключению, что вьетнамские растения (наши образцы и образцы польских ботаников) достаточно отличаются от двух названных китайских видов, а также между собой (см. таблицу), в связи с чем ниже приводится их описание как новых видов: *Schefflera vietnamensis* sp. n. и *Sch. kornasii* sp. n.

Из пяти сравниваемых видов наиболее отчетливо выделяется *Sch. metcalfiana* общим габитусом (деревцо или кустарник), значительно меньшими размерами листьев, листочков и черешков и вдавленными жилками. *Sch. chapana*, судя по очень краткому

Сравнительно-морфологическая характеристика многолисточковых видов рода *Schefflera*

Признаки и органы	*Sch. hainanensis*	*Sch. chapana*	*Sch. metcalfiana*	*Sch. vietnamensis*	*Sch. kornasii*
Габитус и высота.[1]	Деревцо около 10 м.	Деревцо 7—8 м.	Деревцо или кустарник 3—5 м.	Деревцо 5—6 м.	Деревцо около 5 м.
Длина листа с черешком.	60 см.	Неизвестно.	20—23 см.	70—75 см.	50—55 см.
Длина черешка.	34 см.	50 см.	12—13 см.	40—65 см.	Около 32 см.
Количество листочков.	15—16.	9—10 (11?).	12—15.	14—15.	12—13.
Форма листочков.	Яйцевидные или продолговатоланцетные.	Продолговато-ланцетные.	Яйцевидные или яйцевидно-эллиптические.	От продолговатояйцевидных до ланцетных.	Продолговатоланцетные.
Длина.	7—16.6 см.	16—25 см.	4—10 см.	2—25 см.	7—18 см.
Ширина.	3.5—6.6 см.	5—9 см.	2—4.5 см.	0.5—8 см.	2.0—6 см.
Опушение.	Голые с обеих сторон.	Сверху голые, снизу скудно опушенные.	Голые с обеих сторон.	Сверху почти голые, снизу почти сплошь покрыты звездчатыми волосками.	Сверху голые, снизу почти сплошь покрыты звездчатыми волосками, но более редко, чем у предыдущего вида.
Общий характер жилок.	Золотисто-желтые, блестящие.	Неизвестно.	Неизвестно.	Тускло-темные.	Более светлые, чем у предыдущего вида, но не блестящие.
Количество боковых жилок.	7—10 пар.	»	5—7 пар.	12 пар.	10 (9—12) пар.
Длина соцветия.	30 см.	»	До 45 см.	До 70—80 см.	Более 40 см.
Окраска и опушение соцветия.	Золотисто-желтое, блестящее. Участки оси между веточками с рассеянными звездчатыми волосками.	»	Незначительное опушение звездчатыми волосками.	Тусклое, темно-серое, покрыто звездчатыми волосками: редкими в нижней и почти сплошными в верхней части соцветия и в узлах.	Как у предыдущего вида, но отличается более сильным опушением в узлах по всей длине оси.

1 В разграничении понятий «дерево» и «деревцо» мы исходим из схемы жизненных форм, составленной Жанплоном (Jeanplong, 1965) применительно к условиям Северного Вьетнама.

Продолжение

Признаки и органы	*Sch. hainanensis*	*Sch. chapana*	*Sch. metcalfiana*	*Sch. vietnamensis*	*Sch. kornasii*
Длина конечных кистей.	До 9 см.	Неизвестно.	5—6 см.	На главной оси 9—10; на боковых — 4—8 см.	3—6 см.
Расстояние между цветками.	3—5 см.	»	5 мм.	6—7 мм.	3 (5) мм.
Их расположение на конечных осях соцветия.	Кистевидное.	»	Неизвестно.	Кистевидное, иногда цветки сближены в мутовки.	Кистевидное, иногда цветки сближены в мутовки. У основания конечных кистей имеются короткие ответвления с шаровидным скоплением сближенных цветков.
Длина кроющих листочков.	Около 3 мм.	»	3 мм.	2—3 мм.	2—2.3 мм.
Длина прицветников.	0.5—1 мм.	»	0.7—1 мм.	1—1.5 мм.	0.5—0.7 мм.
Лепестки венчика.	2 мм длины, голые с обеих сторон.	1—2 мм длины, голые.	2 мм длины, голые с обеих сторон.	2 мм длины, голые, с тремя отчетливо выступающими жилками.	1.5 мм длины, голые, местами с одиночными звездчатыми волосками, с одной отчетливо выступающей жилкой.
				Кончик лепестка загнут внутрь в виде клювика.	
Тычинка.	Немного длиннее лепестков.	Неизвестно.	Короче или равна лепесткам.	Короче лепестков.	Равна длине лепестков.
Столбики завязи (колонка).	Ровные у основания, 1 мм длины.	»	0.5 мм длины.	Расширяющиеся к основанию, 1 мм дл.	Ровные у основания, 0.8—0.9 мм длины.

диагнозу автора описания, отличается наименьшим (9—10) количеством листочков в листе и скудным опушением его нижней поверхности. Остальные три вида, как это видно из данных таблицы, имеют различия по форме и размеру листочков, по их опушению, числу жилок и по характеру соцветий. В частности, шеффлера хайнаньская характеризуется отсутствием опушения на обеих сторонах листа и золотисто-желтыми блестящими жилками листьев и осями соцветия. У вьетнамских же видов листочки снизу почти сплошь покрыты звездчатыми волосками (у шеффлеры Корнаса опушение более редкое); жилки и оси соцветия тусклые, темно-серые.

Рис. 2. Участки соцветий у видов *Schefflera* (схема).

1 — *Schefflera hainanensis* Merr. et Chun; *2* — *Sch. vietnamensis* Grushv. et N. Skvorts.; *3* — *Sch. kornasii* Grushv. et N. Skvorts.

На рис. 2 приводится схематическое изображение участков соцветий трех последних (наиболее близких по вегетативным органам) видов. Общим для всей рассматриваемой группы многолисточковых шеффлер (включая *Sch. metcalfiana*) является наличие терминального метельчатого соцветия с кистевидным расположением цветков на конечных ветвях, лишь на концах которых цветки собраны в малоцветковые зонтики.

Однако мощные соцветия *Sch. vietnamensis* отличаются ветвлением главной оси и резким различием в длине кистей (длинные конечные кисти главной оси и короткие кисти ее боковых ответвлений); для соцветия *Sch. kornasii* характерно образование конечных ветвей (в нижней и средней части метелки) одного, иногда двух (в последнем случае супротивных) коротких кистевидных ответвлений, напоминающих зонтик

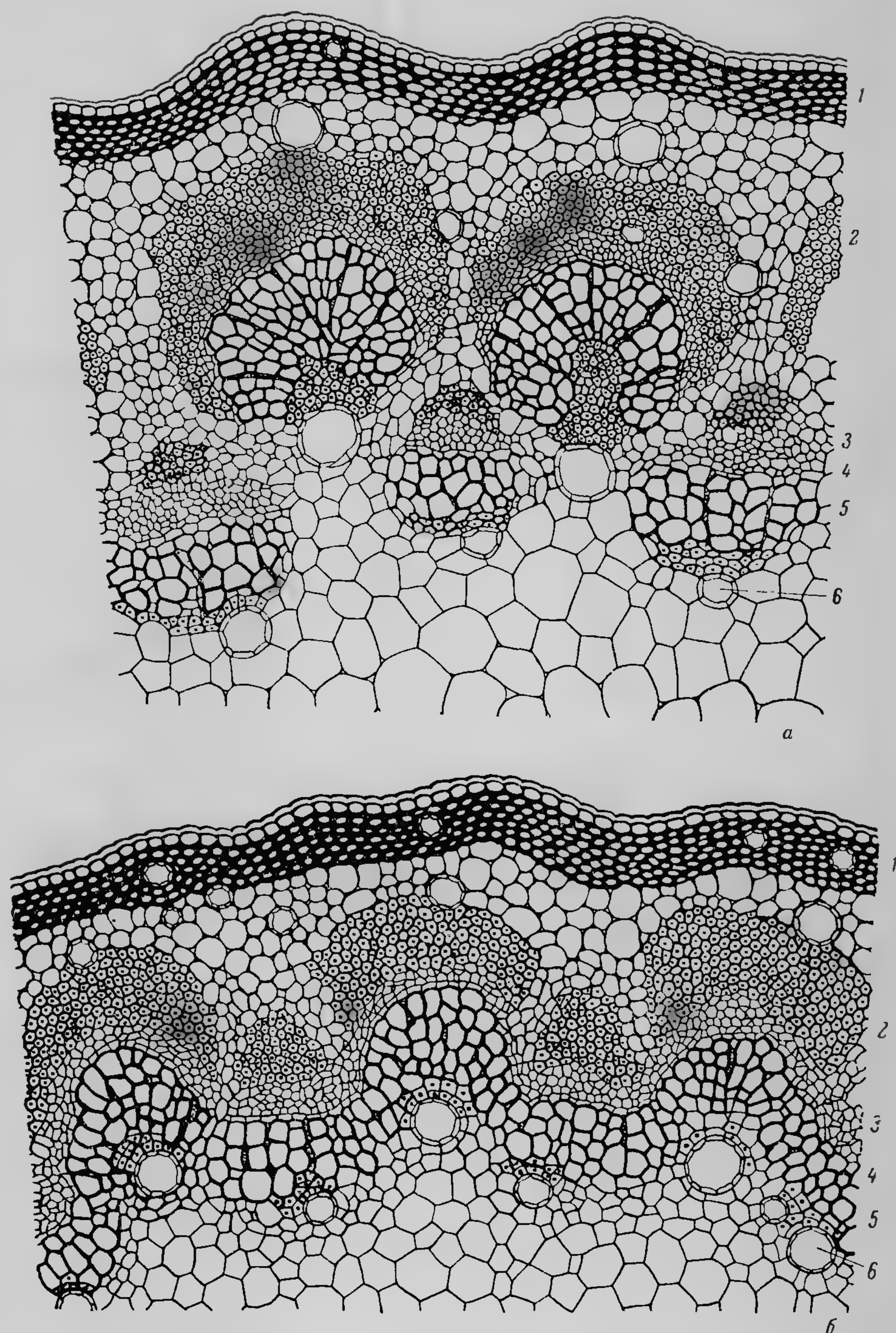


Рис. 3. Поперечный срез черешка видов *Schefflera*. *Schefflera vietnamensis* Grushv. et N. Skvorts. (*а*) и *Sch. kornasii* Grushv. et Skvorts. (*б*).

1 — колленхима, 2 — склеренхима, 3 — флоэма, 4 — камбий, 5 — ксилема, 6 — секреторный канал.

скоплением сближенных цветков; конечные ветви-кисти в соцветии *Sch. hainanensis* одинаковы по длине и расположению цветков и не имеют зонтиковидных ответвлений.

Анатомическое изучение показало, с одной стороны, значительное сходство трех сравниваемых видов (особенно в строении эпидермы и характере мезофилла), с другой — отчетливое различие по строению черешка (в этом отношении изучались только *Sch. vietnamensis* и *Sch. kornasii*).

В черешках шеффлеры вьетнамской проводящие пучки располагаются в два круга (рис. 3, *а*); пучки внешнего круга значительно крупнее чередующихся с ними пучков внутреннего круга; все пучки разобщены паренхимой. У шеффлера Корнаса проводящие пучки в черешке располагаются в один круг (рис. 3, *б*), мало отличаются друг от друга по величине и соединены между собою; ксилема и флоэма образуют в черешке сплошное извилистое кольцо. Рисунки показывают также различие в расположении механической ткани пучков; она сильнее развита у шеффлеры вьетнамской, пучки которой, кроме общей для двух видов мощной внешней обкладки, имеют участки склеренхимы с внутренней стороны.

Приводим описание новых видов.

Schefflera vietnamensis Grushv. et N. Skvorts.

Arbuscula 5—6 m alta. Folia magna, unacum petiolo ca 70—75 cm longa, petiolo 40—65 cm longo, foliolis 14—15 fasciculatis, oblongo-ovatis ad lanceolata, inaequimagnis, 2—25 cm longis, 0.5—8 cm latis, integerrimis, supra subglabris, subtus fere omnino pilis stellatis tectis, basi late cuneatis, apice valde acuminatis, nervis lateralibus 12-jugis, petiolulis in folio eodem inaequilongis, 1—11 cm longis. Inflorescentia robusta ad 70—80 cm longa, axi generali ad 1 cm in diam., ramificato, ramulis terminalibus inaequilongis, floribus racemosis praeditis in axi generali 9—10 cm longis in axibus lateralibus 4—8 cm longis. Bracteae triangulares, 1—1.5 mm longae; pedicellis 4 mm longis. Petala 2 mm longa, 1.5 mm lata, nervis 3 elevatis. Stamina petalis vix breviora. Discus convexus. Columella basi dilatata (fig. 4).

T y p u s: in viciniis Cha-pa prov. Laokay in Viet-Namo boreali, 1500 m s. m. 22 X 1963, n° 325, I. V. Grushvitzkij et P. G. Gorovoj. In herbario Instituti plantarum officinalium in Hanoi (Viet-Nam) conservatur. Isotypi LE conservantur. Paratypi 22 X 1963, n° 27—1, coll. V. B. Kuvaev LE et in herbario Instituti plantarum officinalium et aromaticarum (Moskva) conservantur.

A f f i n i t a s. A specie proxima *Sch. hainanensi* Merr. et Chun foliis subtus fere omnino pilosis, axi generali et nervis foliorum opaco-griseis nec non racemis in axi inflorescentiae generali ac in ramulis eius minutis valde inaequimagnis differt.

E loco unico tantum cognita.

Деревцо 5—6 м выс. Листья крупные, вместе с черешком около 70—75 см дл., при длине черешка 40—65 см, листочки в числе 14—15 расположены пучком, продолговатояйцевидные до ланцетных, неравной величины, 2—25 см дл., и 0.5—8 см шир., цельнокрайние, сверху почти голые, снизу почти сплошь покрытые звездчатыми волосками; основание ширококлиновидное; верхушка сильно заостренная; боковых жилок 12 пар; черешочки в пределах одного листа неравной длины, 1—11 см. Соцветие мощное, до 70—80 см дл., главная ось до 1 см в диам., ветвящаяся; конечные ветви с кистевидно расположенными цветками, неравной длины, 9—10 см на главной оси, 4—8 см на боковых. Прицветники треугольные, 1—1.5 мм дл.; цветоножки 4 мм дл. Лепестки 2 мм дл. и 1.5 мм шир., с 3 выступающими жилками. Тычинки несколько короче лепестков. Диск выпуклый. Колонка расширенная у основания (рис. 4).

Т и п: окрестности Шапа в провинции Лаокай в Сев. Вьетнаме, на высоте 1500 м над ур. м., 22 X 1963, n° 325, И. В. Грушвицкий и П. Г. Горовой. Хранится в Гербарии института лекарственных растений в Ханое (Вьетнам). Изотипы хранятся в Гербарии Ботанического института АН СССР (Ленинград). Паратипы: 22 X 1963, n° 27—1, колл. В. Б. Куваев, хранятся в Гербарии Ботанического института АН СССР (Ленинград) и в Гербарии Всесоюзного института лекарственных и ароматических растений (Москва).

Известно из одного местонахождения.

Schefflera kornasii Grushv. et N. Skvorts.

Arbuscula ca 5 m alta. Folia magna, unacum petiolo 50—55 cm longa, petiolo 30 cm longo et longiore; foliolis 12—13 fasciculatis, oblongo-lanceolatis, inaequimagnis, 7—18 cm longis, 2—6 cm latis integerrimis, supra glabris, subtus fere omnino sed sparsius quam in specie praecedente pilis stellatis tectis, basi cuneatis, apice acuminatis, nervis lateralibus 10 (9—12) jugis, petiolulis in folio eodem inaequilongis, 1—7 cm longis.

Inflorescentia plus quam 40 cm longa, axi generali 0.6 cm in diam., ramis terminalibus 3—6 cm longis, praeter flores racemosos ut in specie praecedente basi ramulos singulos vel oppositos brevissimos, 0.8—1.3 cm longis floribus umbellatim approximatis praeditos gerentibus. Bracteae triangulares, 0.5—0.7 mm longae, pedicellis 2 mm lon-

gis. Petala 1.5 mm longa, 1 mm lata, nervo centrali elevato. Stamina petalis aequilonga. Discus planus. Columella plus minusue aequicrassa (fig. 5).

Typus: in viciniis Cha-pa prov. Laokay in Viet-Namo boreali, ca 1500—1600 m s. m. 10 XI 1963, n° 63. 1004, J. Kornas. In herbario Instituti plantarum officinalium in Hanoi (Viet-Nam) conservatur. Paratypus 10 XI 1963, n° 360, coll. T. Pszybylski in herbario Instituti Dendrologiae (Kornic) prope Poznania conservatur.

Рис. 4. *Schefflera vietnamensis* Grushv. et N. Skvorts. (по экз.: Демократическая Республика Вьетнам, пров. Лаокай, окр. Шапа, 22 X 1963, № 325, И. В. Грушвицкий и П. Г. Горовой, тип!).

Species nostra cl. J. Kornasio florae Viet-Nami exploratori infatigabili dedicata est.

Affinitas: Species *S. vietnamensis* Grushv. et Skvorts. proxima, sed. foliis minoribus, foliolis angustioribus ramis inflorescentiae terminalibus racemosis basi ramulis umbellatis praeditis differt.

Деревцо около 5 м выс. Листья крупные, вместе с черешком около 50—55 см дл. при длине черешка более 30 см; листочки в числе 12—13, расположены пучком, продолговато-ланцетные, неравной величины, 7—18 см дл. и 2—6 см шир., цельнокрайние, сверху голые, снизу почти сплошь покрытые звездчатыми волосками; но более редко, чем у предыдущего вида; основание клиновидное; верхушка заостренная; боковых жилок 10 (9—12) пар; черешочки в пределах одного листа неравной длины, 1—7 см.

Соцветие более 40 см дл., главная ось 0.6 см в диам.; конечные ветви 3—6 см дл., кроме кистевидно расположенных цветков, как у предыдущего вида, часто несут в основании одиночные или супротивные, очень короткие, 0.8—1.3 см дл., веточки

с шаровидно сближенными цветками. Прицветники треугольные, 0.5—0.7 мм дл., цветоножки 2 мм дл. Лепестки 1.5 мм дл. и 1 мм шир., с 1 центральной выступающей жилкой. Тычинки равны длине лепестков. Диск плоский. Колонка более или менее ровная (рис. 5).

Тип: окрестности Шапа в провинции Лаокай в Сев. Вьетнаме, на высоте около 1500—1600 м над ур. м., 10 XI 1963, n° V—63.1004, Я. Корнас. Хранится в Герба-

Рис. 5. *Schefflera kornasii* Grushv. et N. Skvorts. (по экз.: Демократическая Республика Вьетнам, пров. Лаокай, окр. Шапа, 10 XI 1963, № V—63.1004, Я. Корнас, тип!).

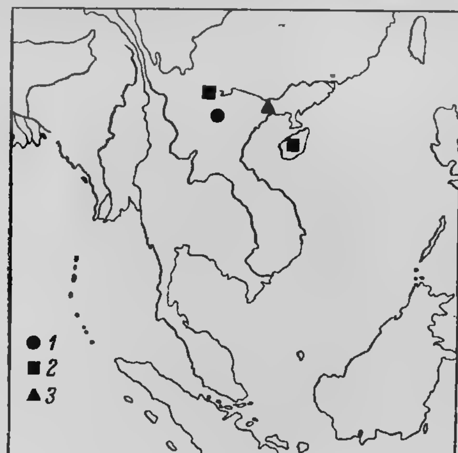
рии Института лекарственных растений в Ханое (Вьетнам). Паратип: 10 XI 1963, n° 360, колл. Т. Пшибельский, хранится в Гербарии Дендрологического института в г. Курник около Познани (Польша).[1]

Вид назван по имени Я. Корнаса, одного из исследователей флоры Вьетнама.

В распространении рассмотренных видов рода *Schefflera* отмечается приуроченность к крайне ограниченной площади, охватывающей северную провинцию ДРВ Лаокай и непосредственно примыкающие территории Южного Китая (рис. 6). Эта ограниченность области распространения очень близких видов, отчетливо выделяю-

[1] Уже после оформления настоящей статьи авторы получили возможность ознакомиться с еще одним образцом описываемого вида. Собран в окрестностях Шапа, 29 X 1960, № 0734. Коллектор — А. Л. Тахтаджян.

щихся наличием большого числа листочков, расположенных пучком, как особая своеобразная группа в пределах подсекции *Agalma* Harms секции *Schefflera* Harms, так же как крайняя малочисленность представителей каждого вида, возможно, свидетельствует об ее относительной филогенетической молодости.



Выявленная нами своеобразная форма листа с необычным расположением листочков пучком заслуживает специального изучения.

Авторы выражают благодарность Я. Корнасу и Т. Пшибельскому (Польша) за любезное предоставление ценного гербарного материала, Тхай ван Чину (ДРВ) за сведения об условиях произрастания описанных в статье видов, а также Ан. А. Федорову и М. Э. Кирпичникову за консультации в процессе проведения работы.

Рис. 6. Места находок видов *Schefflera*.

1 — *Schefflera vietnamensis* Grushv. et N. Skvorts., *Sch. kornasii* Grushv. et N. Skvorts. и *Sch. chapana* Harms; 2 — *Sch. hainanensis* Merr. et Chun; 3 — *Sch. metcalfiana* Merr.

Литература

Harms H. (1937). *Araliaceae* Petelotianae. Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. zu Berlin-Dahlem, XIII, 119 : 448—455. — Jeanplong J. (1965). Prospection des types biologiques présentes pur quelques associations végétales du Viet-Nam du Nord. Ac. Bot. Acad. Sci. Hungaricae, t. XI, f. 3—4 : 311—323. — Li H. L. (1942). The *Araliaceae* of China. Sargentia, II : 1—134. — Merrill E. D. a. W. Y. Chun. (1935). Additions to our knowlege of the Hainan flora. Sunyatsenia, II, 3—4 : 295. — Thai van Trung. (1962). Ecologie et classification de la vegetation forestiére du Viet-Nam. Diss., 345—347, Leningrad. — Viguier R. (1923). Araliacees. In Lecomte Flore Générale de l'Indo-China, II, 9 : 1158—1182.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 21 III 1966).

УДК 581.132+581.13 : 582.26

О. В. Заленский, Т. А. Глаголева и М. В. Чулановская

ВЛИЯНИЕ ИНГИБИТОРОВ ФОТОФОСФОРИЛИРОВАНИЯ НА ФОТОСИНТЕЗ И МЕТАБОЛИЗМ АССИМИЛИРУЮЩИХ КЛЕТОК *CHLORELLA PYRENOIDOSA* CHICK.

С 2 рисунками

O. V. ZALENSKY, T. A. GLAGOLEVA AND M. V. CHULANOVSKAYA. THE EFFECT OF INHIBITORS OF PHOTOPHOSPHORYLATION ON THE PHOTOSYNTHESIS AND METABOLISM IN ASSIMILATORY CELLS OF *CHLORELLA PYRENOIDOSA* CHICK.

Введение

Источниками энергии, необходимой для жизнедеятельности ассимилирующих клеток растений, как известно, являются пирофосфатные связи аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), образующиеся в процессах фотосинтеза и дыхания. В настоящее время установлено три типа реакций фосфорилирования, приводящих к образованию АТФ. Ими являются: окислительное фосфорилирование дыхания, а также нециклическое и циклическое фотофосфорилирования, осуществляемые в процессе фотосинтеза. Поэтому для исследования взаимоотношений между фотосинтезом и дыханием в энергетическом аспекте весьма важно определить количественную роль перечисленных типов фосфорилирования в общем энергетическом балансе ассимилирующих клеток.

Количественная оценка интенсивности процессов фосфорилирования представляет собой трудную методическую задачу. Одним из косвенных путей такой оценки является определение интенсивности процессов, требующих для своего осуществления затраты энергии. К числу этих процессов относятся: поглощение экзогенных веществ и некоторые реакции биосинтеза органических соединений. Так, например, для количественной оценки фотосинтетического фосфорилирования в настоящее время используется определение интенсивности фотоассимиляции глюкозы (Kandler, 1954; Maclachlan a. Porter, 1958, 1959; Marré, 1963; Tanner, Dächsel a. Kandler, 1956) или ацетата (Eppley, Gee a. Saltman, 1963), определение скорости биосинтеза жирных кислот (Stumpf, Bové a. Goffeau, 1963) и др. В предыдущей нашей работе (Глаголева и Заленский, 1966) интенсивность фосфорилирования у *Chlorella pyrenoidosa* Chick. оценивалась по скорости биосинтеза полисахаридов, которая в свою очередь определялась по количеству радиоактивного углерода — C^{14}, включавшегося в эти соединения через определенное время после фотосинтеза в присутствии меченой углекислоты.

Для разделения различных типов фосфорилирования в темноте и на свету мы изменяли газовый состав среды, в которой происходил биосинтез полисахаридов. При помощи этого приема удалось оценить энергетическую роль окислительного фосфорилирования и показать, что оно подавлено на свету, когда идет фотосинтез. Однако путем изменения газового состава среды нельзя с достаточной степенью достоверности разделить два типа фотосинтетического фосфорилирования (нециклическое и циклическое). В сочетании с описанным выше приемом для этого необходимы более прямые методы, в частности использование специфических ингибиторов (Arnon, Tsujimoto a. Mc Swain, 1965; Tanner, Dächsel a. Kandler, 1965).

В настоящей работе была поставлена задача оценить количественную роль нециклического и циклического фотофосфорилирования в биоэнергетике ассимилирующих клеток. Для этого мы исследовали влияние 3(3.4-дихлорфенил) — 1.1-диметилмочевины — DCMU (ингибитора нециклического фосфорилирования) и антимицина А (ингибитора циклического фосфорилирования) на интенсивность фотосинтеза и скорость биосинтеза полисахаридов у интактных клеток *Chlorella pyrenoidosa* Chick.

Методика

В опытах использовалась равномерная, частично синхронизированная культура *Chlorella pyrenoidosa* Chick., штамм 82, растущая при освещении лампой ДРЛ (освещенность 35 тыс. лк) и плотности суспензии 100 млн клеток/мл на среде Ф'. Способ ведения культуры подробно описан в статье И. А. Далецкой и М. В. Чулановской (1964).

В качестве ингибитора нециклического фотофосфорилирования мы выбрали 3(3.4-дихлорфенил) — 1.1-диметилмочевину — DCMU. Это гербицид, являющийся сильным ингибитором выделения кислорода при фотосинтезе, а следовательно и нециклического фотофосфорилирования, так как под действием DCMU прекращается поток электронов от воды к НАДФ. Впервые производные мочевины введены в практику исследований механизма фотосинтеза Вессельсом (Wessels a. van der Veen, 1956), показавшим очень высокую активность 3(4-хлорфенил) — 1.1-диметилмочевины(CMU) и особенно 3(3.4-дихлорфенил) — 1.1-диметилмочевины (DCMU), действующих в весьма малых концентрациях. Преимущество DCMU перед другими ингибиторами такого же рода заключается в том, что она быстро проникает в клетки и хлоропласты (Zweig a. Greenberg, 1964; Gould a. Bassham, 1965; Spikes, 1965). DCMU высоко специфична, она не действует на дыхание (Bishop, 1958).

В качестве ингибитора циклического фотофосфорилирования использовался антимицин А. Он принадлежит к числу антибиотиков, уже давно применяющихся при изучении фосфорилирующего окисления у животных, как ингибитор, блокирующий перенос электронов между цитохромами «b» и «c». В исследованиях по фотосинтезу антимицин А стал применяться недавно, в основном в работах по изучению циклического транспорта электронов в хроматофорах фотосинтезирующих бактерий (Geller a. Lipmann, 1960) и хлоропластах растений (Baltscheffsky, 1960; Tagawa и др., 1963). Урбах и Симонис (Urbach a. Simonis, 1964) и Таннер, Дэхсель и Кандлер (Tanner, Dächsel a. Kandler, 1965) использовали антимицин А как ингибитор циклического фотофосфорилирования в работе с интактными клетками водорослей.

Действие ингибиторов фотофосфорилирования (DCMU и антимицина А) на фотосинтез хлореллы изучалось при помощи манометрического метода — по выделению O_2 (Семихатова и Чулановская, 1965) и радиометрического метода — по поглощению $C^{14}O_2$ (Глаголева, Мамушина и Заленский, 1965). Для определений фотосинтеза манометрическим методом клетки хлореллы переводились после центрифугирования в 0.1 М карбонатно-бикарбонатный буфер (№ 9) Варбурга.

Растворы DCMU и антимицина А приготовлялись в 96%-м этаноле. Исходные концентрации равнялись 10^{-2} М. Антимицин А и его растворы хранились на холоду, при температуре ниже 0°. Меньшие концентрации ингибиторов получались методом последовательного разбавления 96%-м этанолом. К образцам суспензии водорослей контрольного варианта добавлялось такое же количество этанола, какое использовалось в опытных вариантах. В таблицах указана конечная концентрация ингибиторов, получаемая после их приливания к суспензии водорослей.

Принципиальная схема опытов и методика, используемая для определения метаболизма C^{14}, аналогична описанной ранее (Глаголева и Заленский, 1966). После

двухминутного фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ суспензия хлореллы разделялась на отдельные пробы и выдерживалась в темноте. В часть проб добавлялись ингибиторы. Время преинкубации с ингибиторами устанавливалось экспериментально в предварительных опытах. Для DCMU оно было равно 10 мин., для антимицина А — 20—30 мин. После этого пробы суспензии хлореллы переносились на свет в обычную газовую среду (воздух, обогащенный немеченой CO_2) или в атмосферу гелия.

На свету (где, как было установлено раньше, подавлено окислительное фосфорилирование) в обычной газовой среде могли идти оба типа фотофосфорилирования (циклическое и нециклическое). Удаление углекислоты из воздуха (прокачиванием гелия), так же как использование DCMU, не давало возможности для осуществления нециклического фотофосфорилирования. Антимицин А должен был подавлять циклическое фотофосфорилирование.

Через определенные промежутки времени (в основном после 10—20 мин. пребывания хлореллы на свету) брались пробы для фиксации. Фиксация хлореллы производилась 80%-м этанолом. В собранном материале определялось включение C^{14} во фракцию полисахаридов (Глаголева и Заленский, 1966). Увеличение радиоактивности фракции полисахаридов выражалось в процентах от контроля. За контроль принимался вариант опыта, в котором хлорелла выдерживалась на свету в обычной газовой среде.

В некоторых случаях, для проверки специфичности действия DCMU или для выяснения действия антимицина А на темновой метаболизм, пробы суспензии хлореллы помещались в темноту.

Результаты опытов

Специфичность DCMU как фотосинтетического яда была подтверждена в предварительных опытах, где выяснилось, что она в широком диапазоне концентраций (от 10^{-8} до $2 \cdot 10^{-5}$ М) не влияет на дыхание.

На рис. 1 представлена кривая действия DCMU на фотосинтез, измеренный по выделению кислорода в зависимости от концентрации ингибитора. Как видно на рисунке, ингибирующее действие DCMU проявляется, начиная от концентрации $0.5 \cdot 10^{-7}$ М. При дальнейшем увеличении концентрации DCMU ее ингибирующее

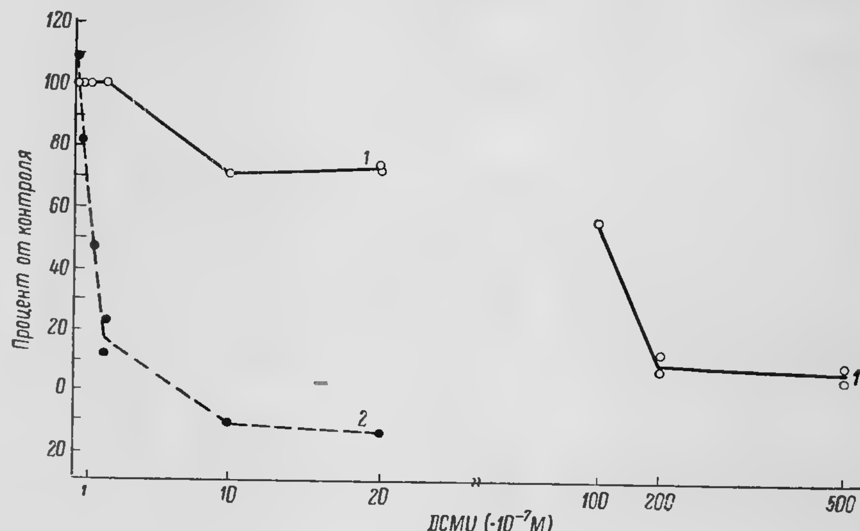


Рис. 1. Влияние DCMU на фотосинтез хлореллы.

На оси абсцисс — концентрация DCMU (в М); *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза (в % от контроля). *1* — интенсивность фотосинтеза, измеренная по CO_2; *2* — интенсивность фотосинтеза, измеренная по O_2.

действие резко возрастает. Полное подавление фотосинтеза наступает при концентрациях DCMU промежуточных между $2 \cdot 10^{-7}$ М и 10^{-6} М. При концентрациях DCMU, равных 10^{-6} М и более высоких ($2 \cdot 10^{-6}$ М и $2 \cdot 10^{-5}$ М), наблюдается поглощение кислорода вместо его выделения, по интенсивности близкое к темновому дыханию.

В отличие от этого ингибирующее действие DCMU на поглощение CO_2 при фотосинтезе оказывается значительно меньшим. Концентрация DCMU, вызывающая 85%-е ингибирование выделения O_2 ($2 \cdot 10^{-7}$ М), еще не действует на поглощение CO_2. Концентрация DCMU, полностью подавляющая поглощение O_2 при фотосинтезе (10^{-6} М), вызывает только 30%-е ингибирование поглощения CO_2. Лишь при увеличении концентрации DCMU до $5 \cdot 10^{-5}$ М наблюдается почти полное подавление поглощения CO_2. Таким образом, концентрация DCMU, почти полностью подавляющая поглощение CO_2 при фотосинтезе, более чем на порядок превышает концентрацию DCMU, вызывающую 100%-е ингибирование выделения O_2.

На рис. 2 представлены результаты опытов по влиянию антимицина А на обмен O_2 и CO_2 при фотосинтезе. В отличие от DCMU антимицин А при более высоких концентрациях слабее действует на фотосинтетический газообмен, причем ингибирующий эффект больше проявляется на поглощении CO_2, чем на выделении O_2. Так, при концентрации антимицина А, равной 10^{-5} М, ингибирование поглощения CO_2 при фотосинтезе составляло 35%, а ингибирование выделения O_2 — лишь 10%; при концентрации $2 \cdot 10^{-5}$ М эти величины составляли соответственно 45 и 25%. Самая высокая концентрация антимицина А из использованных — $3.34 \cdot 10^{-5}$ М — вызывала только 50%-е ингибирование поглощения CO_2. Малые концентрации антимицина А (10^{-7} М) вызывали некоторую стимуляцию выделения O_2 при фотосинтезе.

Проведенное одновременно определение действия антимицина А в тех же концентрациях на дыхание показало, что его влияние на дыхание несколько больше, чем на фотосинтез.

После рассмотрения действия DCMU и антимицина А на интенсивность фотосинтеза хлореллы обратимся к результатам опытов по действию этих ингибиторов на включение C^{14} в полисахариды. В первой серии опытов использовалась высокая концентрация DCMU, которая почти полностью подавляла поглощение CO_2 при фотосинтезе. Под влиянием этого ингибитора тормозится включение метки в полисахариды

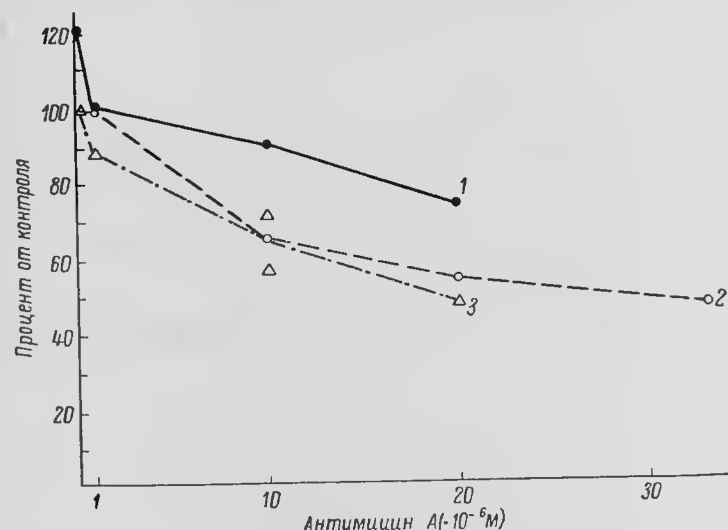


Рис. 2. Влияние антимицина А на фотосинтез и дыхание хлореллы.

На оси абсцисс — концентрация антимицина А (в М); *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза (в % от контроля). *1* — интенсивность фотосинтеза, измеренная по O_2; *2* — интенсивность фотосинтеза, измеренная по CO_2; *3* — интенсивность дыхания, измеренная по O_2.

при выдерживании хлореллы на свету в атмосфере немеченой CO_2. Степень ингибирования варьирует от опыта к опыту, но в среднем (данные 4 опытов) равняется 25% (табл. 1). Исключение составляет один опыт, где ингибирование под влиянием DCMU превышало 50% от контроля (табл. 4, опыт 1).

Сопоставляя степень ингибирования включения C^{14} во фракцию полисахаридов под действием DCMU и при другом способе подавления нециклического фотофосфорилирования — исключением из газовой среды CO_2 (атмосфера гелия), мы обнаруживаем величины одного порядка. На основании такого рода данных напрашивается вывод о том, что на долю нециклического фотофосфорилирования приходится 25—30% от суммарных затрат энергии фотофосфорилирования на биосинтез полисахаридов. Однако это заключение оказывается менее убедительным, если обратиться к данным по действию DCMU в атмосфере гелия. В этих вариантах DCMU оказала дополнительный ингибирующий эффект. Этому обстоятельству можно было дать два объяснения: 1) либо атмосфера гелия не обеспечивает полного подавления нециклического фотофосфорилирования, в связи с чем DCMU в этих условиях вызывает дополнительное ингибирование процесса; 2) либо примененная в опытах концентрация DCMU была слишком высокой (она почти полностью ингибировала фотосинтез, измеренный по поглощению CO_2) и поэтому могла оказаться по своему действию неспецифичной. В последнее время в литературе появились указания о действии DCMU в больших концентрациях и на циклическое фотофосфорилирование (Asahi a. Jagendorf, 1963).

Для проверки этого предположения в одном из наших опытов концентрация DCMU была снижена с $5 \cdot 10^{-5}$ М до 10^{-5} М. Действительно, как показали результаты исследований (табл. 4, опыт 2), при снижении концентрации DCMU снимался

ТАБЛИЦА 1

Изменение радиоактивности полисахаридов под действием DCMU (в % от контроля); температура опытов 20°, интенсивность освещения 12 тыс. лк

Варианты опытов			Номера опытов								
			1		2			3		4	
газовая среда	условия освещения	ингибитор	время после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ (мин.)								
			17	23	12	17	23	15	20	15	20
Воздух	Свет	—	100	100	100	100	100	100	100	100	100
»	»	+	—	82	65	74	86	68	68	77	86
Гелий	»	—	94	71	71	71	67	65	—	74	83
»	»	+	70	47	49	37	57	65	82	60	58
Воздух	Темнота	—	73	54	51	46	49	—	—	—	—
»	»	+	70	49	49	49	49	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2

Изменение радиоактивности полисахаридов под действием DCMU при повышенной температуре (40°) (в % от контроля); интенсивность освещения 12 тыс. лк

Варианты опытов			Номера опытов				
			1		2		
газовая среда	условия освещения	ингибитор	время после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ (мин.)				
			17	23	12	17	23
Воздух	Свет	—	100	100	100	100	100
»	»	+	72	79	77	85	82
Гелий	»	—	69	56	60	85	82
»	»	+	32	45	28	38	39
Воздух	Темнота	—	—	77	—	66	61
»	»	+	—	51	—	37	34

ТАБЛИЦА 3

Изменение радиоактивности полисахаридов под действием антимицина А (в % от контроля); температура опытов 20°

Варианты опытов			Номера опытов					
			1		2		3	
газовая среда	условия освещения	ингибитор	интенсивность освещения — 6.5 тыс. лк; концентрация ингибитора — $5 \cdot 10^{-5}$ М		интенсивность освещения — 12 тыс. лк; концентрация ингибитора — $2 \cdot 10^{-5}$ М		интенсивность освещения — 12 тыс. лк; концентрация ингибитора — $5 \cdot 10^{-5}$ М	
			время после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ (мин.)					
			17	25	15	20	10	15
Воздух	Свет	—	100	100	100	100	100	100
Гелий	»	—	63	72	58	60	60	68
Воздух	»	+	60	70	35	40	33	27
Гелий	»	+	0	0	—	20	0	0
Воздух	Темнота	—	15	46	—	35	—	—
»	»	+	9	33	10	10	—	—

эффект дополнительного ингибирования включения метки в полисахариды в атмосфере гелия.

Что касается влияния DCMU на темновой метаболизм C^{14}, то даже при высокой концентрации ингибитора ($5 \cdot 10^{-5}$ М) не было обнаружено изменений во включении C^{14} в полисахариды по сравнению с темновым контролем (темнота без ингибитора) (табл. 1). Это позволяет говорить о специфическом воздействии DCMU на фотосинтетический метаболизм C^{14}. Однако эта особенность действия ингибитора исчезает при увеличении температуры: при 40° проявляется действие DCMU и на темновой метаболизм C^{14}, а также усиление степени ингибирующего действия в атмосфере гелия (табл. 2).

При внесении в суспензию хлореллы антимицина А (в концентрации $2 \cdot 10^{-5}$ М и $5 \cdot 10^{-5}$ М) на свету увеличение радиоактивности во фракции полисахаридов также отстает от контроля. Степень ингибирования составляет 30—70% от контроля в зависимости от условий опыта (табл. 3). В атмосфере гелия ингибирующее действие антимицина А усиливается. При использовании в опытах достаточно высокой концентрации антимицина А — $5 \cdot 10^{-5}$ М достигалось 100%-е подавление включения C^{14} в полисахариды. Поскольку мы не располагаем сведениями о возможности неспецифического действия больших концентраций антимицина А, полное ингибирование процесса на свету, вероятно, следует объяснить тем, что в атмосфере гелия прекращается нециклическое фотофосфорилирование, а при добавлении антимицина А — циклическое.

В отличие от DCMU антимицин А оказывает ингибирующее влияние и на темновой метаболизм C^{14} (табл. 3), так как известно, что этот яд действует на дыхание.

Поскольку нами исследовалось влияние ингибиторов циклического и нециклического фотофосфорилирования, большой интерес представляло выяснить их суммарное воздействие на включение C^{14} в полисахариды. При использовании в опытах высокой концентрации DCMU — $5 \cdot 10^{-5}$ М мы не получили суммирования действия DCMU и антимицина А (табл. 4, опыт 1, в % от контроля, при температуре 20°).

ТАБЛИЦА 4

Изменение радиоактивности полисахаридов при совместном действии DCMU и антимицина А

Варианты опытов		Номера опытов			
		1		2	
газовая среда	ингибитор	интенсивность освещения — 6.5 тыс. лк.; концентрация антимицина А — $2 \cdot 10^{-5}$ М; концентрация DCMU — $5 \cdot 10^{-5}$ М		интенсивность освещения — 12 тыс. лк.; концентрация антимицина А — $5 \cdot 10^{-5}$ М; концентрация DCMU — 10^{-5} М	
		время после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ (мин.)			
		15	20	10	15
Воздух	—	100	100	100	100
Гелий	—	58	60	60	68
Воздух	Антимицин	35	40	33	27
Гелий	»	—	20	0	0
Воздух	DCMU	45	42	80	—
Гелий	»	40	35	72	70
Воздух	Антимицин + DCMU	32	40	0	9
Гелий	Антимицин + DCMU	15	22	0	0

Аналогичный эффект наблюдали также Таннер и др. (Tanner, Dächsel a. Kandler, 1965) в опытах по фотоассимиляции глюкозы у хлореллы, использовавшие DCMU в концентрации $2 \cdot 10^{-5}$ М. Отсутствие суммирования в действии ядов мы вслед за этими авторами связывали с тем, что DCMU при высокой концентрации, помимо нециклического фотофосфорилирования, ингибирует также циклическое.

Чтобы проверить правильность этого предположения, в следующей серии опытов по испытанию совместного действия DCMU и антимицина А на биосинтез полисахаридов концентрация DCMU была снижена до 10^{-5} М. В этом случае наблюдалось суммирование в действии ингибиторов: процесс биосинтеза полисахаридов был полностью подавлен (табл. 4, опыт 2).

Обсуждение результатов

В настоящей работе предпринята попытка с помощью техники ингибирования выяснить роль нециклического и циклического фотофосфорилирования в биоэнергетике ассимилирующих клеток *Chlorella pyrenoidosa*. Интенсивность фотофосфорили-

рования оценивалась по скорости биосинтеза полисахаридов, которая в свою очередь определялась по количеству C^{14}, включавшегося в эти соединения через определенное время после фотосинтеза в присутствии меченой углекислоты.

Исследование влияния DCMU и антимицина А на фотосинтез хлореллы позволило установить различие в их действии. При анализе данных по влиянию DCMU на интенсивность фотосинтеза хлореллы обращает на себя внимание высокая степень ингибирования этого процесса и возможность полного подавления как поглощения CO_2, так и выделения O_2. Действие близкого к DCMU соединения — CMU — на обе стороны фотосинтетического газообмена отмечали также Форти и Паризи (Forti a. Parisi, 1963), использовавшие в качестве объекта исследования листья шпината.

Степень ингибирования интенсивности фотосинтеза, измеренного по выделению кислорода, оказалась в наших опытах при всех концентрациях ингибитора выше, чем при измерении по поглощению углекислоты. Этот факт находится в соответствии с развиваемыми в литературе представлениями о механизме действия DCMU на процессы фотоокисления воды, приводящие к выделению O_2 при фотосинтезе (Losada a. Arnon, 1963). Очевидно, вследствие сопряженности газообмена CO_2 и O_2 при фотосинтезе ингибитор, специфичный для выделения кислорода, действует и на поглощение CO_2, хотя для этого необходима значительно более высокая концентрация яда. О сопряженности процессов поглощения CO_2 и выделения O_2 при фотосинтезе говорит также постоянство фотосинтетического коэффициента (Любименко, 1935; Myers, 1946; Рабинович, 1951; Ammann a. Lynch, 1965; Мелешко, 1966; Чулановская, 1966, и др.).

Иная картина отмечена при действии на фотосинтез антимицина А: в этом случае, наоборот, степень ингибирования поглощения CO_2 при фотосинтезе была выше, чем ингибирование выделения O_2. В общем степень подавления фотосинтеза под влиянием антимицина А оказывается значительно меньшей, чем при действии DCMU. Причину столь различного влияния исследованных ингибиторов на интенсивность фотосинтеза мы видим в том, что при добавлении к суспензии хлореллы DCMU тормозится образование не только АТФ, но и восстановителя — НАДФ-H_2, без участия которого невозможно осуществление отдельных реакций восстановительного цикла углерода (Bassham a. Calvin, 1957). При ингибировании циклического фотофосфорилирования под влиянием антимицина А подавляется образование только части АТФ, а регенерация НАДФ-H_2 при этом не прекращается. Поскольку восстановительный цикл углерода затрагивается при этом в меньшей степени, то суммарный эффект данного ингибитора на интенсивность фотосинтеза оказывается выраженным не так сильно.

Анализ данных по действию DCMU и антимицина А на включение C^{14} в полисахариды также обнаруживает черты своеобразия. Под влиянием DCMU биосинтез полисахаридов ингибируется в меньшей степени, чем интенсивность фотосинтеза, тогда как для антимицина А характерно обратное соотношение. Следует отметить, что аналогичную закономерность при действии этих ингибиторов на фотосинтез и фотоассимиляцию глюкозы наблюдали в своих исследованиях Таннер, Дэхсель и Кандлер (1965). Кроме того, Форти и Паризи (1963) установили, что при действии CMU уровень АТФ в листьях шпината возрастает. Они объясняют этот факт тем, что под влиянием ингибитора нециклического фосфорилирования АТФ не может быть использована в процессе фотосинтеза, но в то же время способна выполнять работу, отличную от ассимиляции CO_2.

В упомянутой работе Таннера и др. предпринята попытка связать различное влияние DCMU на фотосинтез и фотоассимиляцию глюкозы у хлореллы с разной величиной светового насыщения обоих процессов. Однако оказалось, что подавление фотосинтеза под действием DCMU в зависимости от интенсивности света изменялось в той же степени, что и подавление фотоассимиляции глюкозы. Поэтому характер кривых ингибирования интенсивности фотосинтеза и фотоассимиляции глюкозы под действием DCMU оставался одинаковым при разной интенсивности света.

Нам представляется вероятным следующее объяснение разного влияния DCMU на степень ингибирования фотосинтеза и процесса биосинтеза полисахаридов. Для образования полисахаридов из фосфорных эфиров сахаров по современным представлениям (Murata, Sugiyama a. Akazawa, 1964; Rongine, Fekete a. Cardini, 1964) требуется только АТФ. Так как образование АТФ при циклическом фотофосфорилировании не подавляется под действием DCMU (а из-за отсутствия регенерации НАДФ-H_2 она не может быть использована на фотосинтез), то в этих условиях АТФ участвует в биосинтезе полисахаридов.

Подобного рода рассуждения можно найти в работе Штумпфа (Stumpf, Bové a. Goffeau, 1963), касающейся энергетических источников биосинтеза жирных кислот. Поскольку для биосинтеза жирных кислот, кроме АТФ, необходим и НАДФ-H_2; в этом процессе бóльшую роль должно играть нециклическое фотофосфорилирование. Автор получил экспериментальное подтверждение высказанных предположений.

Обращаясь снова к результатам нашей работы, отметим, что для образования углеродных скелетов молекул полисахаридов необходим углерод, ассимилируемый в процессе фотосинтеза. Поэтому изучение биосинтеза полисахаридов в условиях, исключающих ассимиляцию CO_2, возможно лишь в кратковременных опытах, когда синтез этих веществ может осуществляться за счет промежуточных соединений ранее образовавшихся при фотосинтезе.

В отличие от действия DCMU антимицин А вызывает меньшую степень ингибирования интенсивности фотосинтеза по сравнению с интенсивностью биосинтеза полисахаридов. Это можно объяснить тем, что энергия АТФ, образовавшейся при нециклическом фотофосфорилировании, используется в растениях в первую очередь на осуществление процесса фотосинтеза. В этом случае биосинтез полисахаридов ингибируется в большей степени, чем основной физиологический процесс — фотосинтез.

Для количественной оценки роли нециклического и циклического фотофосфорилирования необходимо учитывать ряд условий: концентрацию ингибиторов, при которой они оказывают специфическое действие на изучаемый тип фосфорилирования (Asahi a. Jagendorf, 1963), зависимость ингибирующего действия от интенсивности освещения (Avron a. Shavit, 1965; Gingras a. Lemasson, 1965), от температуры и др.

На основании данных опытов по влиянию DCMU и антимицина А на биосинтез полисахаридов (табл. 4, опыт 2), где DCMU использовалась в концентрации, не вызывавшей неспецифического действия, мы можем ориентировочно оценить энергетический эффект обоих типов фотофосфорилирования. В результате подавления циклического фотофосфорилирования антимицином А интенсивность биосинтеза полисахаридов составляет около 30% от контроля (вариант «воздух, свет»), т. е. степень ингибирования равна 70%. Напротив, подавление нециклического фотофосфорилирования действием DCMU или исключением CO_2 из газовой среды (атмосфера гелия) равно 20—30%, т. е. интенсивность биосинтеза полисахаридов в этих условиях составляет 70—80% от контроля. Таким образом, суммарное действие антимицина А и DCMU должно вызвать 100%-е ингибирование этого процесса. Экспериментальным подтверждением приведенных расчетов служил вариант опыта, в котором антимицин А и DCMU вносились в суспензию хлореллы совместно. Действительно, в этом случае наблюдалось полное (100%) подавление биосинтеза полисахаридов. Полное подавление биосинтеза полисахаридов происходит также в темноте в атмосфере гелия, где не может осуществляться окислительное фосфорилирование (Глаголева и Заленский, 1966). Аналогичные данные о дополнительном ингибировании фотофосфорилирования антимицином А по отношению к действию DCMU были получены на *Ankistrodesmus braunii* (Simonis, 1964), где об интенсивности фотофосфорилирования судили по скорости включения P^{32} в органический фосфат водоросли.

Данные о меньшей степени подавления включения C^{14} в полисахариды под влиянием ингибитора нециклического фотофосфорилирования — DCMU по сравнению с действием ингибитора циклического фотофосфорилирования, антимицина А, позволяют сделать заключение о большой роли последнего в биосинтезе полисахаридов. В пользу такого утверждения свидетельствуют и результаты исследований с применением другого способа подавления нециклического фотофосфорилирования — исключения CO_2 из газовой среды. Литературные данные (Maclachlan a. Porter, 1958, 1959; Kiychara и др., 1962; Marré, 1963) и результаты наших исследований показывают, что на свету без CO_2 энергия, затрачиваемая на поглощение веществ растениями или на биосинтез полисахаридов, лишь немногим меньше энергии, расходуемой при нормальных условиях при осуществлении фотосинтеза. Следует помнить, что в естественных условиях оба типа фотофосфорилирования идут одновременно, и хотя циклическое фотофосфорилирование в процессе биосинтеза полисахаридов имеет преимущественное значение, однако нециклическое фотофосфорилирование необходимо для образования НАДФ-H_2, используемого при восстановлении CO_2. Продукты восстановления CO_2 являются промежуточными соединениями для биосинтеза полисахаридов.

В заключение отметим, что для количественной оценки циклического и нециклического фотофосфорилирования в биоэнергетике ассимилирующих клеток растений с использованием техники ингибирования необходим строгий подбор условий, в которых каждый исследуемый ингибитор проявляет специфическое действие.

Выводы

Изучение влияния ингибиторов циклического и нециклического фотофосфорилирования на фотосинтез и метаболизм углерода (биосинтез полисахаридов) в интактных клетках *Chlorella pyrenoidosa* показало следующее.

1. Ингибирование нециклического фотофосфорилирования с помощью DCMU вызывает сильное подавление интенсивности фотосинтеза и оказывает меньшее влияние на биосинтез полисахаридов.

2. Напротив, при ингибировании циклического фотофосфорилирования антимицином А в меньшей степени подавляется фотосинтез и в значительно большей — биосинтез полисахаридов.

3. Совместное действие DCMU и антимицина А при подборе соответствующих концентраций вызывает 100%-е ингибирование биосинтеза полисахаридов. Это находится в соответствии с данными о доле каждого типа фотофосфорилирования в изучаемом процессе: ингибитор циклического фотофосфорилирования — антимицин А (при концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ М) подавляет биосинтез полисахаридов примерно на 70%, а ингибитор нециклического фотофосфорилирования — DCMU (при концентрации 10^{-5} М) — примерно на 20%.

4. Для количественной оценки роли циклического и нециклического фотофосфорилирования в метаболических превращениях углерода необходим строгий подбор условий опыта (концентрация ингибитора, температура и др.), в которых исследуемый ингибитор проявляет специфическое действие.

Литература

Глаголева Т. А. и О. В. Заленский. (1966). О биоэнергетике ассимилирующих клеток *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Бот. журн., 12. — Глаголева Т. А., Н. С. Мамушина и О. В. Заленский. (1965). Последействие температуры на

метаболизм углерода C^{14} у *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Бот. журн., 4. — Д а л е ц к а я И. А. и М. В. Ч у л а н о в с к а я. (1964). Влияние температуры на рост и фотосинтез хлореллы. Бот. журн., 8. — Л ю б и м е н к о В. Н. (1935). Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. — М е л е ш к о Г. И. (1966). Физиолого-экологические характеристики популяции хлореллы как звена закрытой системы круговорота веществ. Диссертация. М. — Р а б и н о в и ч Е. (1951). Фотосинтез.— С е м и х а т о в а О. А. и М. В. Ч у л а н о в с к а я. (1965). Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений. — Ч у л а н о в с к а я М. В. (1966). Фотосинтетический коэффициент у *Chlorella* в условиях различной температуры. Бот. журн., 4.— A m m a n n E. C. B. a. V. H. L y n c h. (1965). Gas exchange of algae. 1. Effects of time, light intensity and spectral-energy distribution on the photosynthetic quotient of *Chlorella pyrenoidosa*. Appl. Microbiology, 13, 4. — A r n o n D. I., N. Y. T s u j i m o t o a. B. D. Mc S w a i n. (1965). Photosynthetic phosphorylation and electron transport. Nature, 207, 5004. — A s a h i T. a. A. T. J a g e n d o r f. (1963). A spinach enzyme functioning to reverse the inhibition of cyclic electron flow by p-chlorophenyl-1,1-dimethylurea at high concentrations. Arch. Biochem. Biophys., 100, 3. — A v r o n M. a. N. S h a v i t. (1965). Inhibitors and uncouplers of photophosphorylation. Biochem. et Biophys. Acta, 109, 2. — B a l t s c h e f f s k y H. (1960). Inhibitor studies on light-induced phosphorylation in isolated spinach chloroplasts. Acta Chem. Scand., 14, 2. — B a s s h a m J. A. a. M. C a l v i n. (1957). The path of carbon in photosynthesis. Prentice Hall, Englewood Cliffs. — B i s h o p N. I. (1958). The influence of the herbicide, DCMU, on the oxygen-evolving system of photosynthesis. Biochem. et Biophys. Acta, 27, 1.— E p p l e y R. W., R. G e e a. P. S a l t m a n. (1963). Photometabolism of acetate by *Chlamydomonas mundana*. Physiol. Plantarum, 16, 4. — F o r t i G. a. B. P a r i s i. (1963). Evidence for the occurence of cyclic photophosphorylation in vivo. Biochem. et Biophys. Acta, 71, 1. — G e l l e r D. M. a. F. L i p m a n n. (1960). Photophosphorylation in extracts of *Rhodospirillum rubrum*. Journ. Biol. Chem., 235, 8. — G i n g r a s G. and C. L e m a s s o n. (1965). A study of action of 3-(4 chlorophenyl)-1,1-dimethylurea on photosynthesis. Biochim. et Biophys. Acta, 109, 1. — G o u l d E. S. a. J. A. B a s s h a m. (1965). Inhibitor studies on the photosynthetic carbon reduction cycle in *Chlorella pyrenoidosa*. Biochim. et Biophys. Acta, 102, 1. — K a n d l e r O. (1954). Über die Beziehungen zwischen Phosphathaushalt und Photosynthese. II. Gesteigerter Glucose Einbau im Licht als Indikator einer lichtabhängigen Phosphorylierung. Z. Naturforsch., 9b : 625—644. — K i y o h a r a T., V. T u j i t a, A. H a t t o r i a. A. W a t o n u b e. (1962). Effect of light on glucose assimilation in *Tolypothrix tenuis*. Journ. Gen. Appl. Microbiol., 8, 3. — L o s a d a M. a. D. I. A r n o n. (1963). Selective inhibitors of photosynthesis. In Metabolic inhibitors., 2. — M a c l a c h l a n G. A. a. H. K. P o r t e r. (1958). Anaerobic synthesis of starch from glucose. Biochem. Journ., 70, 3. — M a c l a c h l a n G. A. a. H. K. P o r t e r. (1959). Replacement of oxidation by light as the energy source for glucose metabolism in tobacco leaf. Proc. of the Royal Soc., 150, 940. — M a r r é E. (1963). Utilisation of photosynthetic chemical energy for metabolic processes different from CO_2 fixation. Colloq. internat. Centre Nat. Rech. Sci., 119 : 557—568. — M u r a t a T., T. S u g i y a m a a. T. A k a z a w a. (1964). Enzymic mechanism of starch synthesis in ripening rice grains. Adenosine diphosphate glucose pathway. Arch. Biochem. a. Biophys., 107, 1. — M y e r s J. (1946). Culture conditions and the development of the photosynthetic mechanism. IV. Influence of light intensity on photosynthetic characteristics of *Chlorella*. Journ. Gen. Physiol., 29, 6. — R o n g i n e M. A., D. F e k e t e a. C. E. C a r d i n i. (1964). Mechanism of glucose transfer from sucrose into the starch granule of sweet corn. Arch. Biochem. a. Biophys., 104. 1. — S i m o n i s W. (1964). Untersuchungen zur Photosynthese Phosphorylierung an intacten Algenzellen (*Ankistrodesmus braunii*). Ber. Dt. Bot. Ges., 77, Sondernummer. — S i m o n i s W. a. E. Q u e n s e l l. (1956). Zur Wirkung von Monojodessigsäure auf die lichtabhängige Phosphorylierung (P^{32}-Einlagerung) bei *Helodea crispa*. Naturwissenschaften, 43, 7. — S p i k e s J. D. (1956). Effects of substituted ureas on the photochemical activity of isolated chloroplasts. Plant Physiol., 31, Suppl. XXXII. — S t u m p f P. K., J. M. B o v é a. A. G o f f e a u. (1963). Fat metabolism in higher plants. XX. Relation of fatty acid synthesis and photophosphorylation. Biochem. et Biophys. Acta, 70, 3. — T a g a w a K., H. Y. T s u j i m o t o a. D. I. A r n o n. (1963). Role of chloroplast ferredoxin in the energy conversion process of photosynthesis. Proc. of the Nat. Acad. Sci., 49, 4. — T a n n e r W., L. D ä c h s e l a. O. K a n d l e r. (1965). Effects of DCMU and antimycin A on photoassimilation of glucose in *Chlorella*. Plant physiol., 40, 6. — U r b a c h W. a. W. S i m o n i s. (1964). Inhibitor studies on the photophosphorylation in vivo by unicellular algae (*Ankistrodesmus*) with antimycin A, HOQNO, salicylaldoxime and DCMU. Biochem. a. Biophys. Research. Comm., 17, 1. — W e s s e l s J. S. C. a. R. van der V e e n. (1956). The action of some derivatives of phenylurethan and of 3-phenyl-1.1 dimethylurea on the Hill reaction. Biochem. et Biophys. Acta, 19, 3. — Z w e i g G. a. E. G r e e n b e r g. (1964). Diffusion studies with photosynthesis inhibitors on *Chlorella*. Biochem. et Biophys. Acta, 79, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 VIII 1966).

SUMMARY

The effects of inhibitors of photophosphorylation — DCMU and antimycin A — on photosynthesis and carbon metabolism (biosynthesis of polysaccharides) of the intact cells of *Chlorella pyrenoidosa* Chick. was investigated. The rate of biosynthesis of polysaccharides was estimated on the basis of the incorporation of C^{14} into polysaccharides.

Under the influence of DCMU the intensity of photosynthesis was suppressed to a great extent as compared to the biosynthesis of polysaccharides. Under the action of antimycin A the dependence was the reverse. When DCMU and antimycin A were added to the suspension of *Chlorella*, the effect was additive: the biosynthesis of polysaccharides was entirely suppressed.

According to the results of short exposures, the main energy source for biosynthesis of polysaccharides is the cyclic photophosphorylation: it provides 70% of the total energy of photophosphorylation spent on the biosynthesis of polysaccharides.

Possible aspects of the different actions of DCMU and antimycin A on the photosynthesis and biosynthesis of polysaccharides are discussed.

УДК 581.9 (476)

Н. В. Козловская

АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ В БЕЛОРУССИИ

С 10 рисунками

N. V. KOZLOVSKAYA. THE ANALYSIS OF THE DISTRIBUTION OF STEPPE PLANTS IN BYELORUSSIA

Для предпринятого нами географического анализа белорусской флоры были выбраны в первую очередь виды, связанные со степными областями Европы и Сибири, имеющие на территории Белоруссии границы своего ареала. Эти границы могут проходить в широтном направлении, если речь идет о группе собственно «южных» видов. У «юго-восточных» видов через нашу территорию проходит северо-западная граница, у «юго-западных» видов — северо-восточная граница. Небольшая часть исследованных видов занимает только окраины республики и встречается лишь вблизи ее западных, южных и восточных границ.

Проанализировано распространение 75 видов. Сведения по географии некоторых из них оказались чрезвычайно скудными; поэтому на карты нанесены нами только те виды, у которых четко различимы характерные особенности белорусской части ареала. Таких видов оказалось 49.

В некоторых случаях северный предел распространения вида в Белоруссии не означает, что этот вид нигде к северу от нашей республики не встречается. *Sanguisorba officinalis*, *Coronilla varia*, *Dracocephalum ruyschiana* (видовые названия даны по «Флоре СССР») и некоторые другие известны, например, в Ладожско-Ильменском и даже Карельско-Лапландском флористических районах (см. «Флору СССР»). Возможно, что здесь наблюдается разрыв ареала, или же вид в своем распространении огибает Белоруссию, чаще всего с запада. Некоторые из таких видов Стеффен (Steffen, 1935), говоря о классификации флористических элементов Европы, называет субарктическими степняками, которые встречаются как в степях, так и в тундре. Таковы *Anemone silvestris*, *Arenaria stenophylla*, *Beckmannia eruciformis*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Silene parviflora* и *Trifolium lupinaster*. Остальные виды из списка Стеффена не вошли в данное исследование, а часть их вообще не встречается в Белоруссии.

Классификация ареалов частично заимствована нами у Н. А. Миняева (1962). Хотя в его работе о флоре лужских боров она названа всего лишь рабочей схемой, нам она кажется более доступной и приемлемой, чем классификации западных авторов (Wangerin, 1932; Steffen, 1935, 1937; Gajewsky, 1937, и др.) и некоторых наших ботанико-географов (Клеопов, 1938, и др.). Схема Н. А. Миняева полностью отражает те точные сведения о распространении каждого вида, которые приведены во «Флоре СССР». Учтено нами также и то обстоятельство, что географические работы Миняева охватывают территорию, непосредственно примыкающую к Белоруссии с севера; единая схема географического распространения видов необходима в данном случае для лучшей координации исследований.

По типу своего географического распространения на территории Белоруссии все исследованные нами виды распадаются на следующие 4 группы:

I. Юго-восточные виды, имеющие северо-западную границу на нашей территории;
II. Южные виды, имеющие северную границу;
III. Юго-западные виды, имеющие здесь северо-восточную границу;

IV. Виды, распространенные только вдоль границ республики, за исключением северных.

Первая группа, юго-восточные виды, распадается на 4 подгруппы, в зависимости от степени расселения видов в направлении с юго-востока на северо-запад.

1) Распространение в Белоруссии ограничено крайними восточными районами — *Clematis recta* L.

2) Виды крайнего юго-востока республики (приблизительно территория Гомельской области) — *Festuca sulcata* Hack. (рис. 2, *1*), *Salix acutifolia* Willd., *Aristolochia clematitis* L. (рис. 1, *2*), *Campanula sibirica* L.

3) Виды, распространенные на юго-востоке, выходят за пределы Гомельской области — *Beckmannia eruciformis* (L.) Host. (рис. 1, *4*), *Allium angulosum* L., *Lythrum virgatum* L. (рис. 1, *3*).

4) Виды, распространенные в юго-восточной половине республики до линии Гродно—Минск—Витебск — *Koeleria polonica* Domin, *Koeleria gracilis* Pers., *Dianthus borbasii* Vand. (рис. 4, *3*), *Rumex confertus* Willd., *Jurinea cyanoides* (L.) DC. (рис. 1, *1*).

Вторая группа, южные виды, имеет северный предел распространения на нашей территории, идущий в широтном направлении. Некоторые виды из них известны и далее, к северу от Белоруссии, как указывалось выше, в таких случаях они не встречаются в Витебской и частично в центральных областях (Гродненской, Минской и Могилевской). Если проследить продвижение этих видов с юга на север, то по степени их расселения по нашей территории обозначаются следующие 3 подгруппы.

1) Виды, у которых северная граница совпадает с Припятью: *Populus nigra* L., *Gypsophila paniculata* L. (рис. 4, *2*), *Genista germanica* L. (рис. 3, *2*), *Verbascum phoeniceum* L. (рис. 3, *3*), *Linaria genistifolia* (L.) Mill. (рис. 2, *3*).

2) Виды, северная граница которых пересекает Предполесье, южнее Минска: *Silene armeria* L. (рис. 4, *4*), *Hieracium echioides* Lumn.

3) Северная граница лежит на широте Минска (виды, занимающие всю южную половину Белоруссии): *Asparagus officinalis* L. (рис. 7, *3*), *Arenaria stenophylla* auct. Fl. Ross., *Potentilla alba* L. (рис. 5, *2*), *P. recta* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Cytisus ruthenicus* Fisch. (рис. 2, *2*), *Coronilla varia* L. (рис. 6, *3*), *Genista tinctoria* L. (рис. 3, *1*), *Trifolium lupinaster* L. ssp. *angustifolium* Bobr. (рис. 7, *4*), *Laserpitium latifolium* L., *L. prutenicum* L. (рис. 4, *1*), *Dracocephalum ruyschiana* L. (рис. 5, *5*), *Prunella grandiflora* (L.) Jacq. (рис. 3, *4*), *Verbascum lychnitis* L., *V. phlomoides* L., *Plantago indica* L. (рис. 5, *1*), *Aster amellus* L., *Artemisia austriaca* Jacq.

Третья группа, юго-западные виды; степень их расселения по территории Белоруссии выражается различной продвинутостью на северо-восток следующих 4 подгрупп.

1) Виды крайнего юга (южнее Припяти) и крайнего запада (не заходят к востоку от долготы Гродно), включая на севере Литву: *Phleum phleoides* (L.) Simk. (рис. 9, *3*), *Populus alba* L., *Dianthus armeria* L.. *Thalictrum minus* L. (рис. 9, *2*), *Prunus spinosa* L. (рис. 8, *1*), *Lembotropis nigricans* Griseb. (рис. 8, *4*), *Trifolium fragiferum* L. (рис. 8, *5*), *Euphorbia lucida* Waldst. (рис. 9, *4*), *Eryngium planum* L. (рис. 9, *5*), *Stachys recta* L. (рис. 8, *2*), *Salvia pratensis* L. (рис. 8, *3*), *Asperula tinctoria* L., *Scabiosa ochroleuca* L. (рис. 6, *4*), *Inula hirta* L., *Chondrilla juncea* L. (рис. 2, *4*).

2) Виды, распространенные почти по всему Полесью, а так же, как и вышеприведенные, на крайнем западе и в Литве: *Silene chlorantha* Ehrh. (рис. 7, *2*), *Filipendula hexapetala* Gilib. (рис. 6, *1*), *Astragalus cicer* L., *Euphorbia cyparissias* L. (рис. 6, *5*), *Scutellaria hastifolia* L., *Centaurea pseudomaculosa* Dobr. (рис. 9, *1*).

Распространение этих видов в Белоруссии сходно с распространением *Coronilla varia* и некоторых других из группы «южных видов».

3) Виды, занимающие всю юго-западную половину Белоруссии: *Anthericum ramosum* L. (рис. 7, *1*), *Cephalanthera rubra* (L.) L. C. Rich., *Campanula bononiensis* L.

4) Виды, занимающие бóльшую часть Белоруссии, их северо-восточная граница проходит приблизительно по р. Березине.

Thesium ebracteatum Hayne (рис. 10, *3*), *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Gratiola officinalis* L. (рис. 10, *1*), *Carlina vulgaris* L. (рис. 8, *6*).

Последняя, четвертая группа распространения южных видов приурочена к окраинам республики, за исключением севера.

1) Только на северо-западе, у озера Свирь известна пока *Oxytropis pilosa* (L.) DC. (рис. 3, *6*).

2) Виды крайнего востока, юга и запада, неизвестные в центральной части республики:

Neottianthe cucullata (L.) Schlecht. (рис. 5, *6*), *Anemone silvestris* L. (рис. 4, *5*), *Salsola ruthenica* Iljin, *Ononis arvensis* L. (рис. 3, *5*), *Adenophora liliifolia* (L.) Ledeb.

3) Почти по всем окраинам нашей территории, кроме северо-востока, встречаются:

Antitoxicum officinale (Moench) Pobed. (рис. 7, *5*), *Silene parviflora* Pers. (рис. 6, *2*), *Sempervivum soboliferum* (рис. 10, *2*).

Все изученные виды по общему распространению относятся к нескольким типам ареалов.

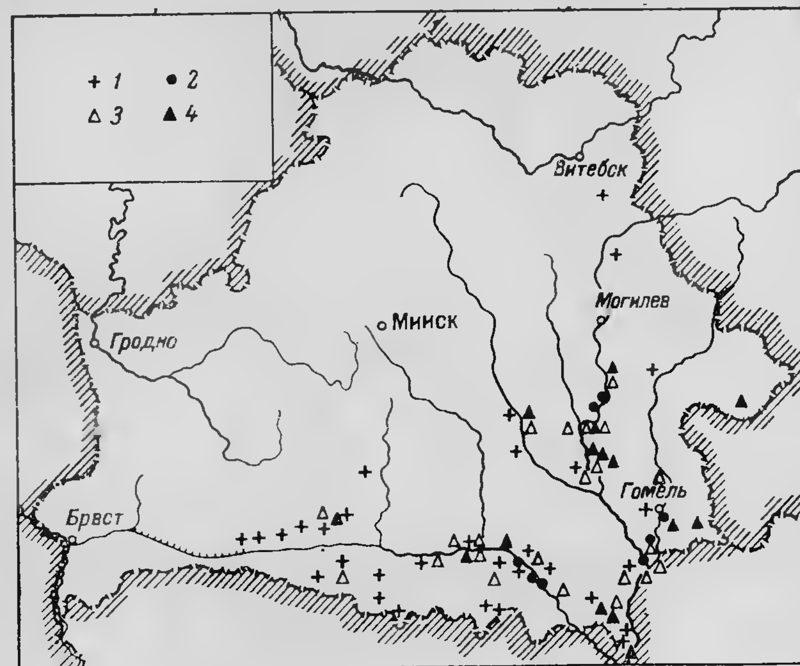


Рис. 1.

1 — Jurinea cyanoides, 2 — Aristolochia clematitis, 3 — Lythrum virgatum, 4 — Beckmannia eruciformis.

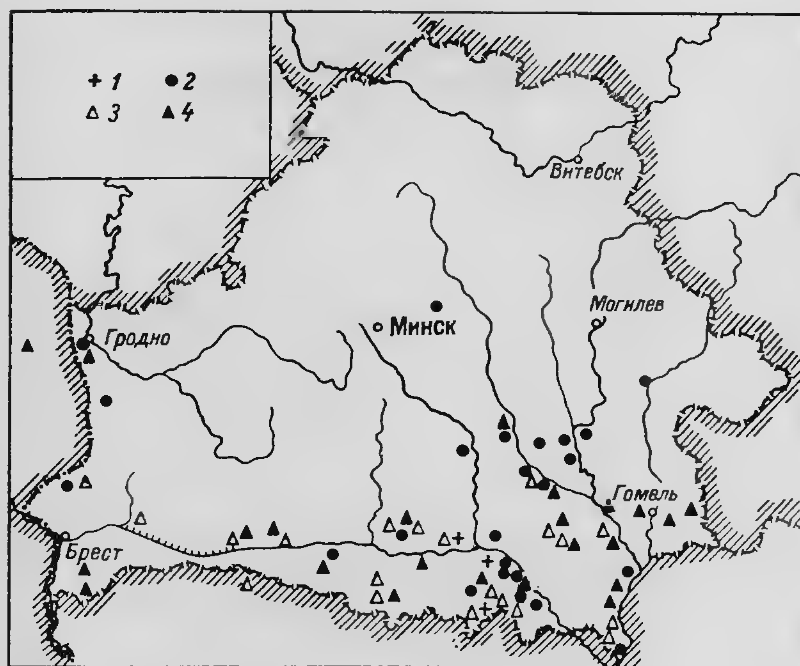


Рис. 2.

1 — Festuca sulcata, 2 — Cytisus ruthenicus, 3 — Linaria genistifolia, 4 — Chondrilla juncea.

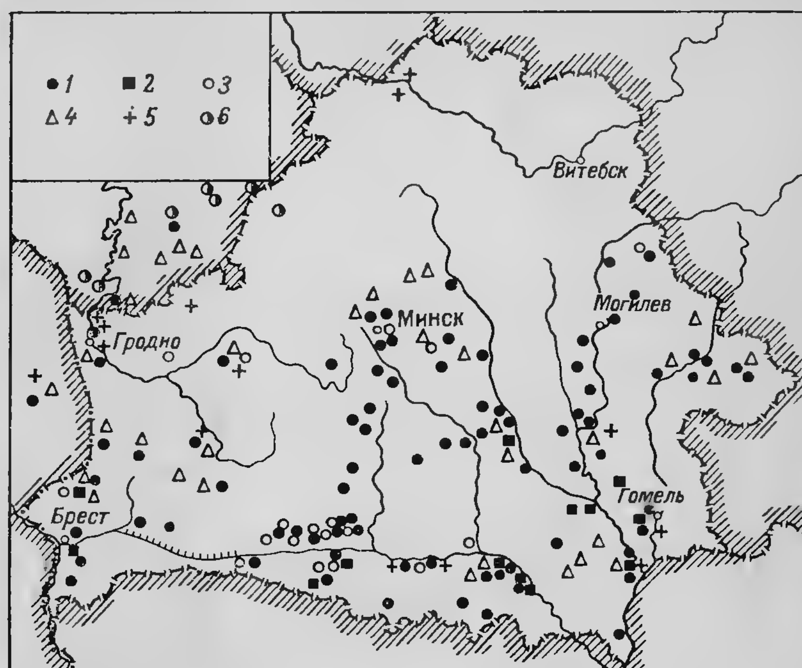


Рис. 3.

1 — Genista tinctoria, 2 — G. germanica, 3 — Verbascum phoeniceum, 4 — Prunella grandiflora, 5 — Ononis arvensis, 6 — Oxytropis pilosa.

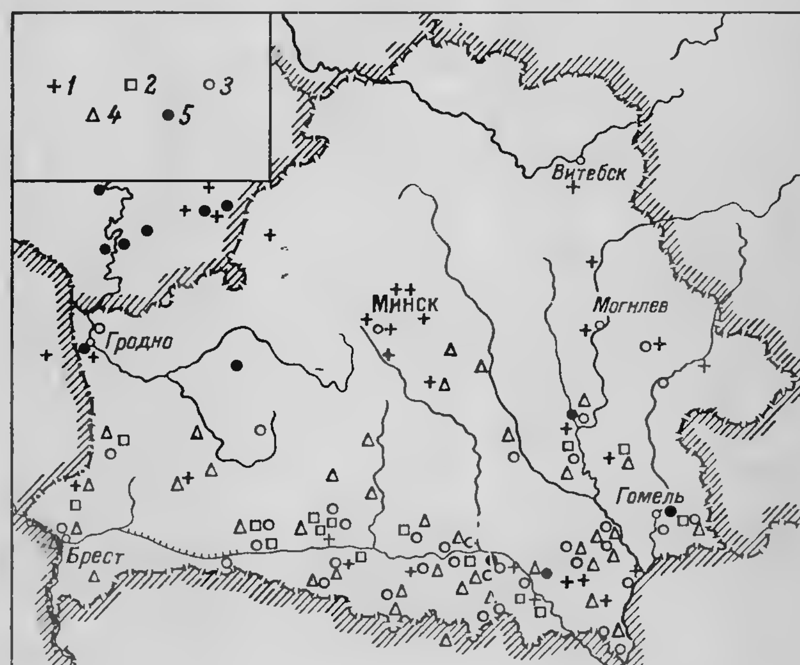


Рис. 4.

1 — Laserpitium prutenicum, 2 — Gypsophila paniculata, 3 — Dianthus borbasii, 4 — Silene armeria, 5 — Anemone silvestris.

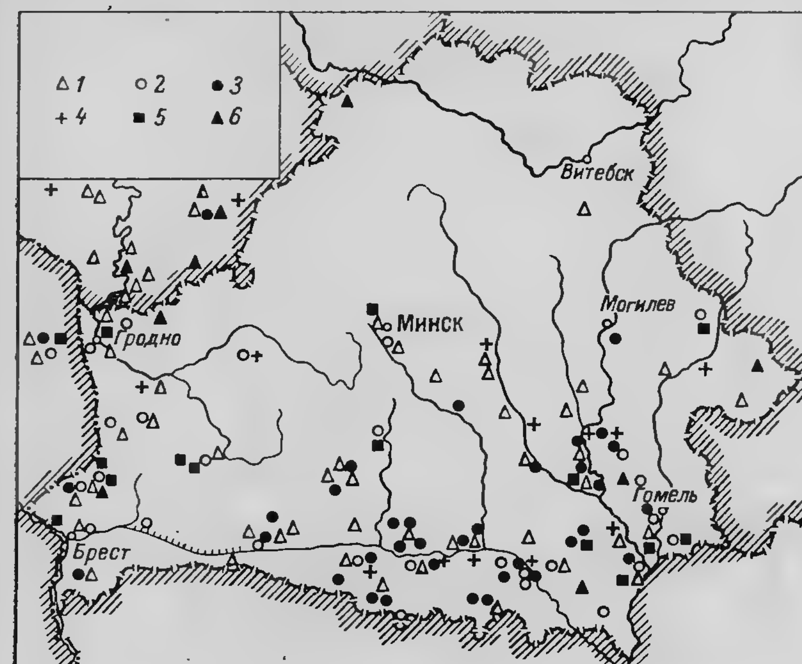


Рис. 5.

*1 — Plantago indica, 2 — Potentilla alba, 3 — **Hieracium echioides**, 4 — Scutellaria hastifolia, 5 — Dracocephalum ruyschiana, 6 — Neottianthe cucullata.*

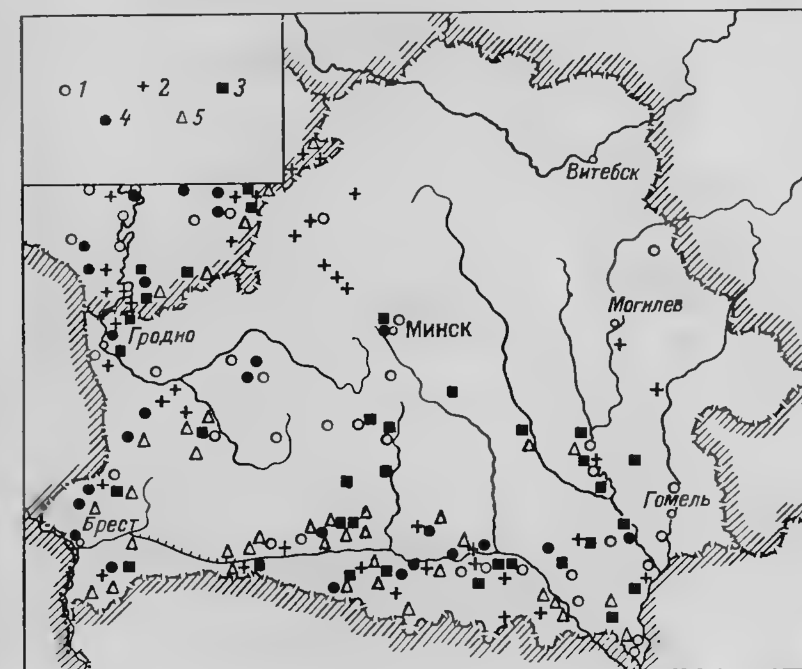


Рис. 6.

1 — Filipendula hexapetala, 2 — Silene parviflora, 3 — Coronilla varia, 4 — Scabiosa ochroleuca, 5 — Euphorbia cyparissias.

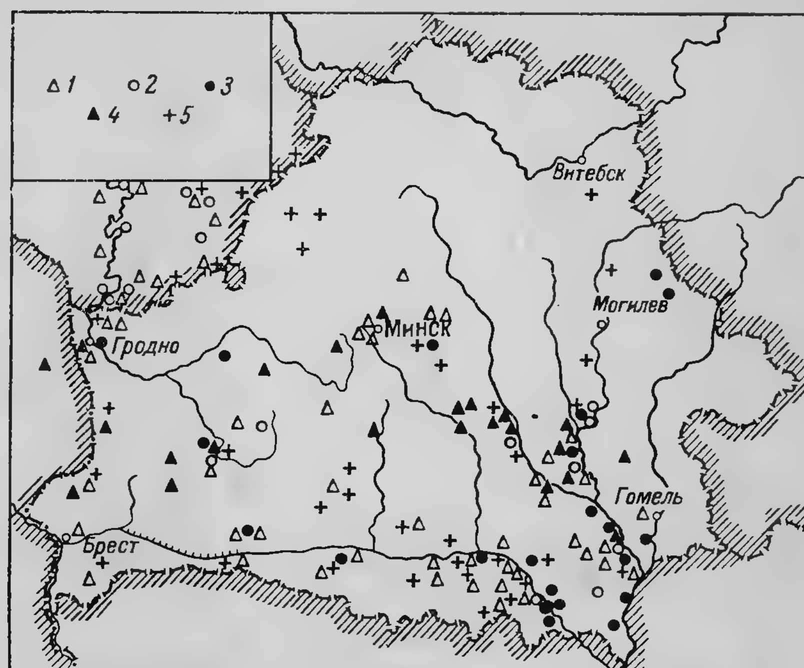


Рис. 7.

1 — Anthericum ramosum, 2 — Silene chlorantha, 3 — Asparagus officinalis, 4 — Trifolium lupinaster ssp. *angustifolium, 5 — Antitoxicum officinale.*

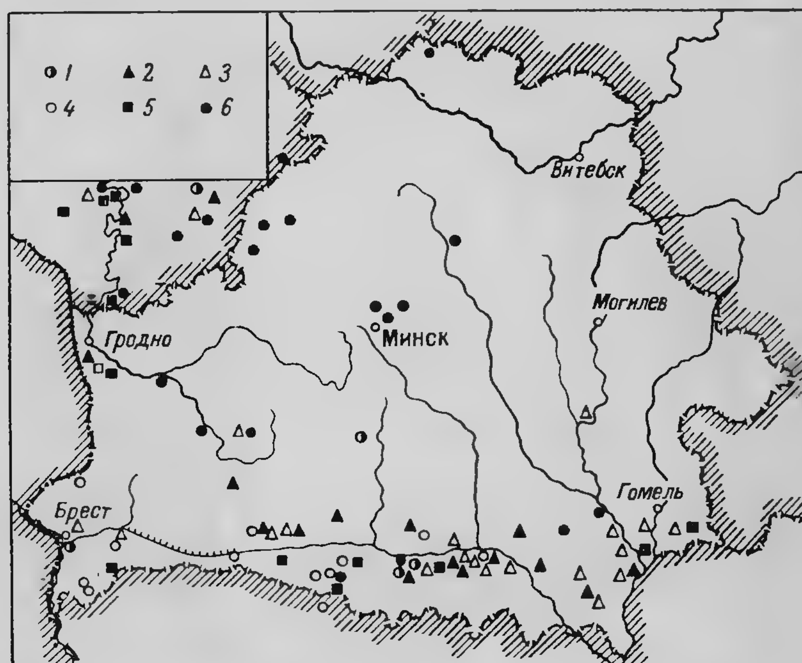


Рис. 8.

1 — Prunus spinosa, 2 — Stachys recta, 3 — Salvia pratensis, 4 — Lembotropis nigricans, 5 — Trifolium fragiferum, 6 — Carlina vulgaris.

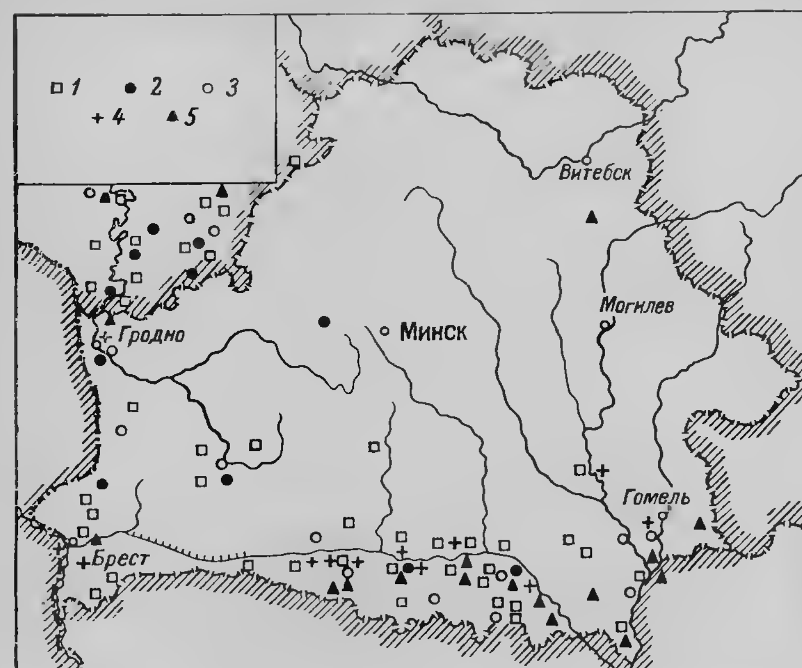


Рис. 9.

1 — Centaurea pseudomaculosa, 2 — Thalictrum minus, 3 — Phleum phleoides, 4 — Euphorbia lucida, 5 — Eryngium planum.

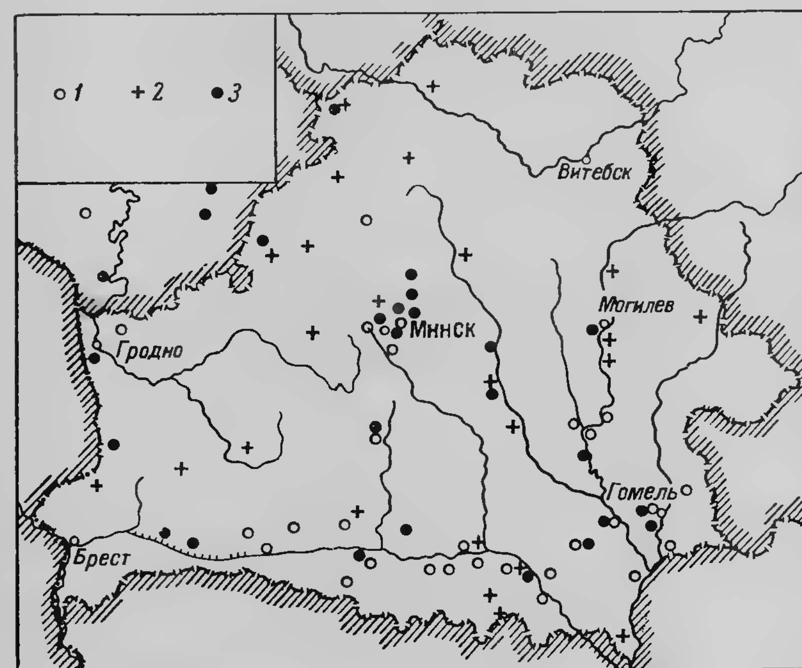


Рис. 10.

1 — Gratiola officinalis, 2 — Sempervivum soboliferum, 3 — Thesium ebracteatum.

1. Виды голарктические:

а) понтическо-сарматские
Koeleria gracilis,
Thalictrum minus.
Prunus spinosa.

б) сарматские
Sanguisorba officinalis.

2. Евразиатские:

а) понтическо-сарматские
Allium angulosum,
Salix acutifolia,
Populus nigra,
Gypsophila paniculata,
Artemisia austriaca,
Dracocephalum ruyschiana,
Phleum phleoides,
Eryngium planum,
Scabiosa ochroleuca,
Anemone silvestris,
Salsola ruthenica,
Coronilla varia.

б) сарматские
Campanula sibirica,
Agrimonia pilosa,
Neottianthe cucullata.

3. Евросибирско-аралокаспийские:

а) понтическо-сарматские

Lythrum virgatum,
Beckmannia eruciformis,
Linaria genistifolia,
Verbascum phoeniceum,
Hieracium echioides,
Plantago indica,
Populus alba,
Trifolium fragiferum,
Chondrilla juncea,
Campanula bononiensis,
Gratiola officinalis,
Adenophora liliifolia,
Silene parviflora.

4. Евросибирские:

а) понтическо-сарматские
Festuca sulcata,
Asparagus officinalis,
Genista tinctoria,
Verbascum lychnitis,
Potentilla recta,
Verbascum phlomoides,
Inula hirta,
Silene chlorantha,
Filipendula hexapetala,
Centaurea pseudomaculosa,
Oxytropis pilosa,
Ononis arvensis.

б) сарматские
Jurinea cyanoides,
Arenaria stenophylla.

5. Европейские:

А. Паневропейские

а) понтическо-сарматские
Salvia pratensis,
Asperula tinctoria,
Astragalus cicer,
Scutellaria hastifolia,
Anthericum ramosum.

б) сарматские
Euphorbia cyparissias,
Rumex confertus.

Б. Среднеевропейские

а) понтическо-сарматские
Clematis recta,
Laserpitium pruthenicum,
Prunella grandiflora.

б) сарматские
Potentilla alba,
Laserpitium latifolium,
Aster amellus.

В. Восточвоевропейские

а) понтическо-сарматские
Stachys recta,
Cytisus ruthenicus,
Dianthus borbasii.

б) сарматские
Koeleria polonica,
Trifolium lupinaster ssp. *angustifolium,*
Lembotropis nigricans,
Thesium ebracteatum,
Euphorbia lucida,
Sempervivum soboliferum.

в) понтические
Aristolochia clematitis,
Dianthus armeria.

Г. Западноевропейские

а) понтическо-сарматские
Silene armeria,
Cephalanthera rubra,
Carlina vulgaris.

б) сарматские
Genista germanica,
Antitoxicum officinale.

Подавляющее большинство проанализированных видов встречается в сухих сосняках, на песках, в сосново-дубовых лесах, на южных склонах холмов. С экологической точки зрения их можно отнести к степному элементу флоры. Остальные немногие виды могут быть названы степняками только в смысле географического распространения, а экологическая их природа совсем иная. *Lythrum virgatum, Beckmannia eruciformis, Sanguisorba officinalis, Trifolium fragiferum, Gratiola officinalis, Euphorbia lucida* растут на заливных лугах, в основном в поймах Припяти и Днепра.

Среди местных степняков можно выделить виды, свойственные открытым склонам и береговым обрывам и приуроченные, как правило, к долинам крупных рек. Таковы *Aristolochia clematitis, Populus nigra, Asparagus officinalis, Prunus spinosa, Ononis arvensis, Silene tatarica.* Некоторые из них, а также некоторые виды речных пойм (например, *Euphorbia lucida*) упомянуты Стеффеном (1937) в числе «растений долин» «*Stromtalpflanzen*», обладающих понтическим типом ареала. По нашим данным, большинство из них относится к понтическо-сарматскому типу ареала.

Таким образом, все изученные виды могут быть отнесены нами к двум миграционным элементам. Большинство из них — континентальный элемент, проникший в Белоруссию с юга и юго-востока. Это виды евросибирского и евразиатского распространения. Остальные — европейские виды, могли захватить нашу территорию восточным краем своего ареала.

Несомненно, что на протяжении последних десятков лет светолюбивые «ксеротермические» виды получали в Белоруссии благоприятные условия для расселения, распространяясь к северу одновременно с уничтожением лесов. Лесные вырубки, обнаженные склоны холмов для большинства из них — излюбленное местообитание. Совсем другая судьба у неморального элемента флоры; уничтожение дубрав и других тенистых лесов в Белоруссии, особенно в военные годы, повлекло за собой сокращение распространения тенелюбивых видов.

Почти все изученные нами виды характеризуются происхождением из более южных степных районов. Их продвижение через территорию Белоруссии осуществлялось неодинаковыми путями, и отсюда — различные типы географического распространения степняков в пределах республики.

Е. М. Лавренко (1938) называет такие виды ксеротермическими реликтами лесной зоны Советского Союза. Особенности ареалов некоторых из них были отмечены еще Д. И. Литвиновым (1914) и Ал. и Андр. Федоровыми (1929).

Литература

Бобров Е. Г. (1939). О люпиновом клевере *Trifolium lupinaster* L. Юбил. сб., посв. акад. В. Л. Комарову.— Гесь Д. К., Н. В. Козловская. (1963). Первая находка *Oxytropis pilosa* (L.) DC. в Белоруссии. ДАН БССР, VII, 8. — Клеопов Ю. Д. (1938). Проект классификации географических элементов для анализа флоры УССР. Журн. Инст. ботан. АН УРСР, 17 (21). — Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. Раст. СССР, 1. — Литвинов Д. И. (1914). Следы степного послеледникового периода под Петроградом. Тр. Бот. муз. имп. АН, XII. — Миняев Н. А. (1962). О флоре сосновых боров Лужского района Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, 3. — (Снарскис П.) Snarskis P. (1954). Vadovas Lietuvos TSR augalams Pazinti. — Федоровы Ал. и Андр. (1929). К вопросу о реликтовом характере арктоальпийских и степных растений Пинежской флоры. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 59, 3. — Флора БССР. (1949—1959). I—V. — Флора СССР. (1934—1963). II, IV—VIII, X—XVIII, XX—XXV, XXVII, XXVIII, XXX. — Gajewsky W. (1937). Elementy flory Polskiego Podola. Planta Polonica. Materialy do flory polskiej, V. — Kozlowska A. (1931). The genetic elements and the origin of the steppe flora in Poland. Mem. de l'Acad. Polon. des Sci., ser. B., Sc. Nat. — Ludwig O. (1923). Das pontische und aquilonare Element in der Flora Schlesiens. Englers Bot. Jahrb., 58. — Steffen H. (1935). Beiträge zur Begriffsbildung und Umgrenzung einiger Florenelemente Europas. Beih. Botan. Zentralbl., Abt. B, 53. — Steffen H. (1937). Das pontische Florenelement in Ostpreussen. Schrift Phys.-ökon. Gesellsch. Königsb. LXIX, 2—4. — Sterner R. (1922). The continental element in the flora of south Sweden. — Szafer W., S. Kulczyński, B. Pawlowski. (1953). Rośliny Polskie. — Wangerin W. (1932). Florenelemente und Arealtypen. Beih. Botan. Zentralbl., 49.

Институт экспериментальной ботаники
Академии наук Белорусской ССР,
Минск.

(Получено 27 X 1965).

УДК 581.331.2 : 582.53

Н. Р. Мейер

О РАЗВИТИИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *HELOBIAE* И ИХ СВЯЗИ С НИМФЕЙНЫМИ

С 1 рисунком и 2 таблицами рисунков

N. R. MEYER. ON THE DEVELOPMENT OF POLLEN GRAINS OF *HELOBIAE* AND ON THEIR RELATION TO *NYMPHAEACEAE*

Положение группы *Helobiae* (подпорядка *Alismataneae* по А. Л. Тахтаджяну, 1964) в системе покрытосеменных растений, взаимоотношение входящих в него семейств различными исследователями трактуются по-разному. Большинство систематиков происхождение водолюбов тем или иным образом связывают с группой *Polycarpicae*, часто с нимфейными.

А. Л. Тахтаджян является сторонником происхождения однодольных от травянистых водных и болотных растений типа *Nymphaeales* (1959). Наиболее примитивными среди однодольных он считает сем. *Alismataceae*, *Butomaceae* (только род *Butomus*) и *Limnocharitaceae* (роды *Limnocharis*, *Hydrocleis*, *Tenagocharis* и *Ostenia*). Перечисленные семейства этот автор объединяет в порядок *Alismatales*. От порядка *Alismatales* выводится порядок *Hydrocharitales* (сем. *Hydrocharitaceae*, *Thalassiaceae* и *Halophillaceae*). Среди них сем. *Hydrocharitaceae* рассматривается как наиболее примитивное. От *Hydrocharitales* выводится порядок *Potamogetonales*.

Хатчинсон (Hutchinson, 1959) выводит всех водолюбов от *Ranales*. Наиболее примитивными среди *Helobiae* он считает порядки *Alismatales* (сем. *Alismataceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Petrosaviaceae*) и *Butomales* (сем. *Butomaceae*, *Hydrocharitaceae*). По мнению Хатчинсона, оба порядка развивались параллельно друг другу из общих предков. От *Alismatales* выводится монотипный порядок *Triuridales*, развивающийся в связи с приспособлением к сапрофитному образу жизни. Непосредственно же от *Alismatales* произошли представители порядка *Juncaginales* (сем. *Juncaginaceae*, *Lilaeaceae*, *Posidoniaceae*). От предков *Juncaginales* берет свое начало порядок *Potamogetonales* (сем. *Potamogetonaceae* и *Ruppiaceae*). Непосредственно от *Juncaginales* развивается порядок *Aponogetonales* (сем. *Aponogetonaceae* и *Zosteraceae*). Наиболее продвинутым в этом ряду автор считает порядок *Najadales* (сем. *Zannichelliaceae* и *Najadaceae*), представители которого обладают наиболее редуцированными цветками.

Шадефо и Амберже (Chadefaud, Emberger, 1960) среди водолюбов выделяют два больших порядка — *Alismatales* и *Potamogetonales*, рассматривая их как две параллельные линии развития, имеющие одно общее происхождение от предков современных *Polycarpicae*. В результате дальнейшего развития этих порядков могли произойти представители порядка *Triuridales* (сем. *Triuridaceae*).

Энглер (Engler, 1964) всех водолюбов, кроме представителей сем. *Triuridaceae*, считал единым порядком, слагаемым тремя подпорядками: *Alismataneae* (сем. *Butomaceae*); *Hydrocharitineae* (сем. *Hydrocharitaceae*); *Scheuchzeriineae* (сем. *Scheuchzeriaceae*, *Aponogetonaceae*, *Juncaginaceae*, *Potamogetonaceae*, *Zannichelliaceae*, *Najadaceae*). Сем. *Triuridaceae* Энглер считает порядком *Triuridales*.

Таковы основные современные взгляды на филогению и происхождение водолюбов.

Пыльцевые зерна водолюбов наиболее подробно описаны Уодхаузом (Wodehouse, 1935, 1936), Л. А. Куприяновой (1945, 1948), Эрдтманом (Erdtman, 1952).

Л. А. Куприянова рассматривает пыльцу *Helobiae* как производную от однобороздных раналиевых. В то же время она указывает на возможную связь однобороздных пыльцевых зерен водолюбов с нимфейными типа *Cabomba*. Уодхауз, изучая пыльцевые зерна частуховых, пришел к выводу об их близости с лютиковыми.

Полученные нами с помощью светового и электронного микроскопов новые данные о строении спородермы водолюбов вносят некоторые дополнительные сведения в решение вопросов об их систематическом положении и эволюции.

Материал обрабатывался ацетолизным методом. Для целей электронной микроскопии брались целые пыльники (преимущественно не раскрывшиеся) с гербарных экземпляров, живых растений или из спиртового материала. Мы не наблюдали изменений в строении экзины в зависимости от используемого материала. Обычно обрабатывалось 10—20 пыльников, но если исследуемый объект редкий, то при особенно тщательном проведении всех операций можно получить желаемый результат, имея даже только один пыльник. Материал обрабатывался в темноте в течение одного часа фиксатором Паладе, представляющим забуференный раствор четырехокиси осмия. После извлечения из фиксатора пыльники быстро промывались в дистиллированной воде, чтобы лишнее количество осмия не вступило в реакцию со спиртом, и затем постепенно доводились до абсолютного спирта. Обезвоженный таким образом материал проводился далее через смесь абсолютного спирта с метакрилатом при постепенном увеличении процентного содержания последнего и затем заливался в желатиновые капсулы в метакрилат с добавлением небольшого количества перекиси бензоила. Полимеризация производилась в термостате при температуре 50—60° в течение двух суток. Для придания блокам необходимой твердости применялась смесь из одной

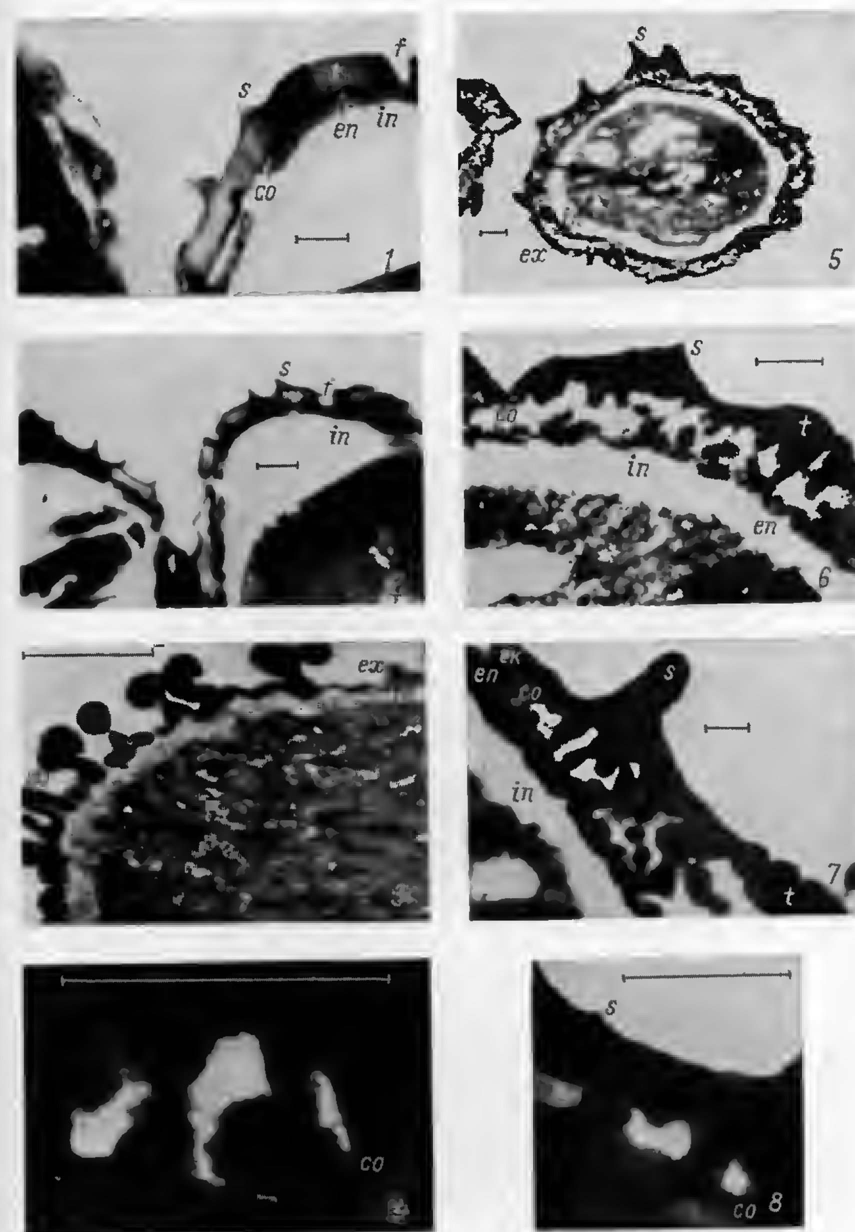
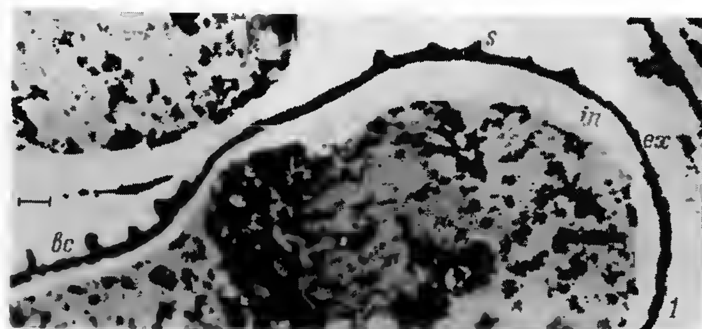
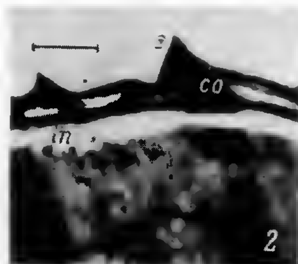
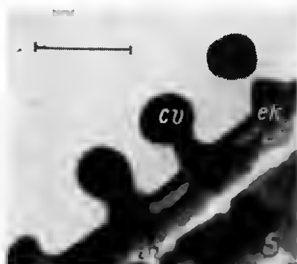


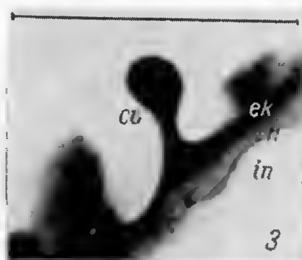
Таблица I

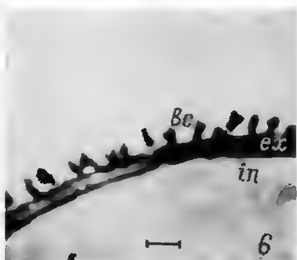
1—2 — *Aponogeton* sp.; *3* — *Butomus umbellatus* L.; *4—7* — *Sagittaria latifolia* Willd.; *8* — *Alisma plantago-aquatica* L.

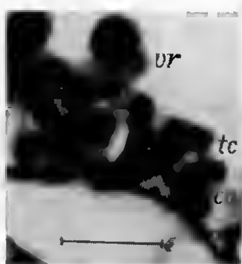












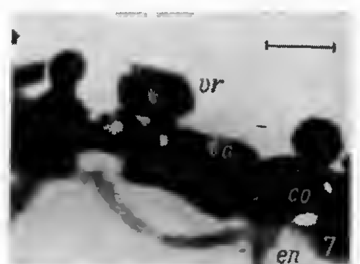


Таблица II

1 — Ruppia maritima L.; *2 — Limnocharis flava* L. Buch.; *3 — Triglochin palustre* L.; *4 и 7 — Stratiotes aloides* L.; *5 — Potamogeton natans* L.; *6 — Scheuchzeria palustris* L.

части метилового и пяти частей бутилового метакрилата. Срезы пыльцевых зерен делались с помощью стеклянного ножа на ультрамикротоме. Толщина срезов равнялась 200—400 Å.

Были исследованы пыльцевые зерна представителей 37 родов, относящихся к семействам: *Aponogetonaceae*, *Potamogetonaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Lilaeaceae*, *Juncaginaceae*, *Najadaceae*, *Zosteraceae*, *Zannichelliaceae*, *Ruppiaceae*, *Alismataceae*, *Limnocharitaceae*, *Butomaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Triuridaceae*.

Эволюция водолюбов шла по пути приспособления к водному способу существования. В этих условиях упрощение в строении спородермы вплоть до полного исчезновения экзины является прогрессивным.

Пыльцевые зерна представителей отдельных семейств резко отличаются по форме, характеру апертур, рисунку поверхности и строению спородермы. В сем. *Aponogetonaceae* и *Potamogetonaceae* преобладают пыльцевые зерна эллипсоидальной формы, для сем. *Juncaginaceae*, *Alismataceae*, *Limnocharitaceae*, *Hydrocharitaceae* характерны шарообразные зерна. У *Scheuchzeria* (сем. *Scheuchzeriaceae*) пыльцевые зерна остаются в диадах. Своеобразны слабо изогнутые, имеющие по три выпуклых области пыльцевые зерна *Ruppia* (сем. *Ruppiaceae*). Зерна, лишенные экзины, обычно сильно вытянуты (сем. *Zosteraceae*, *Najadaceae*, *Zannichelliaceae*).

Резко различен и характер апертур. У *Aponogeton*, *Butomus*, *Stratiotes* и *Sciaphila* имеется одна дистальная борозда, пыльцевые зерна в сем. *Potamogetonaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Juncaginaceae*, *Lilaeaceae*, *Hydrocharitaceae* (кроме *Stratiotes*) лишены апертур. Представители сем. *Alismataceae* и *Limnocharitaceae* имеют многопоровые зерна.

По рисунку поверхности, видимому в световой микроскоп, зерна обычно шиповатые, реже бугорчатые (*Alismataceae*, *Limnocharitaceae*, *Hydrocharitaceae*) и сетчатые (*Potamogetonaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Juncaginaceae*, *Lilaeaceae*, *Aponogetonaceae*, *Ruppiaceae*).

Различно и микростроение спородермы. В большинстве случаев в экзине отчетливо видны эндэкзина и эктэкзина, в которых в свою очередь бывают заметны отдельные слои.[1]

У *Aponogeton* (сем. *Aponogetonaceae*) (табл. I, *1—2*)[2] эктэкзина имеет конические шипики и ямки. В эктэкзине отчетливо виден столбчатый слой и мощный покров (пространства между столбиками на электронных микрографиях темноокрашены). Такое строение спородермы отличается от строения ее у остальных водолюбов.

Под электронным микроскопом интина *Potamogeton* (табл. II, *5*) отчетливо двуслойна. Внутренний слой ее гомогенный, наружный — зернистый. В тонкой эндэкзине видны отдельные продольные волокна. В эктэкзине выделяются два слоя: столбчатый и покровный. Столбики булавовидные, не ветвятся и располагаются на равном расстоянии друг от друга. На поверхности пыльцевого зерна они образуют отчетливый сетчатый рисунок.

Близкое строение имеет спородерма родов *Triglochin* и *Scheuchzeria* (табл. II, *3*, *6*). Интина тонкая, однослойная. В экзине выделяется гомогенный слой эктэкзины и слой эндэкзины, в свою очередь состоящий из столбчатого и подстилающего слоев. Столбики на поверхности пыльцевого зерна образуют отчетливую сеточку. У *Scheuchzeria* они простые, иногда слегка расширяющиеся кверху, спородерма *Triglochin* снабжена булавовидными столбиками. В отличие от *Potamogeton* здесь имеется значительное упрощение в строении, интина однослойная, в экзине нет покрова.

Еще проще устроена спородерма *Ruppia* (табл. II, *1*). Экзина представлена гомогенным слоем с расположенными на наружной стороне простыми или коническими столбиками.

Иное строение имеет спородерма *Stratiotes* (табл. II, *4*, *7*). Экзина состоит из сложно ветвящихся столбиков, заканчивающихся скульптурными выростами, разными по форме и размерам. Эндэкзина представлена волокнистым веществом, расположенным в виде арок.

Пыльцевые зерна частуховых характеризуются специфическим устройством апертур и отличаются от других водолюбов строением спородермы (табл. I, *4—8*). В экзине отчетливо выражены отдельные слои: покров, несущий тупоконические (у *Sagittaria*) или мелкие конические (у *Alisma*) шипики; плотный столбчатый слой, состоящий из близко расположенных друг к другу ветвистых столбиков, и тонкий слой эндэкзины. У *Sagittaria* столбики сильно ветвятся и отдельные из них прослеживаются в слое эндэкзины.

Экзина рода *Butomus* (табл. I, *3*) состоит из чередующихся простых и булавовидных столбиков. Последние образуют на поверхности зерна сетчатый рисунок. Ближе к борозде диаметр ячейки сеточки постепенно уменьшается. Экзину такого строения трудно сопоставить с каким-либо из изученных представителей *Helobiae*. Возможно, что пыльцевые зерна рода *Butomus* более близки по происхождению к пыльце порядка

---

[1] В основу трактовки отдельных слоев спородермы положена схема, предложенная Фегри и Иверсеном (Faegri a. Iversen, 1950).

[2] Обозначения к табл. I и II: *in* — интина (intina); *ex* — экзина (exina); *en* — эндэкзина (endexina); *ek* — эктэкзина (ectexina); *t* — покров или тектум (tectum); *co* — столбики (columellae); *s* — шипики (spinules); *tc* — перфорированный покров (tectum perforate); *cv* — несливающиеся булавовидные столбики (clavate intectate); *bc* — несливающиеся простые столбики (baculate intectate); *vr* — несливающиеся бородавки (verrucate intectate); *f* — ямки (foveola).

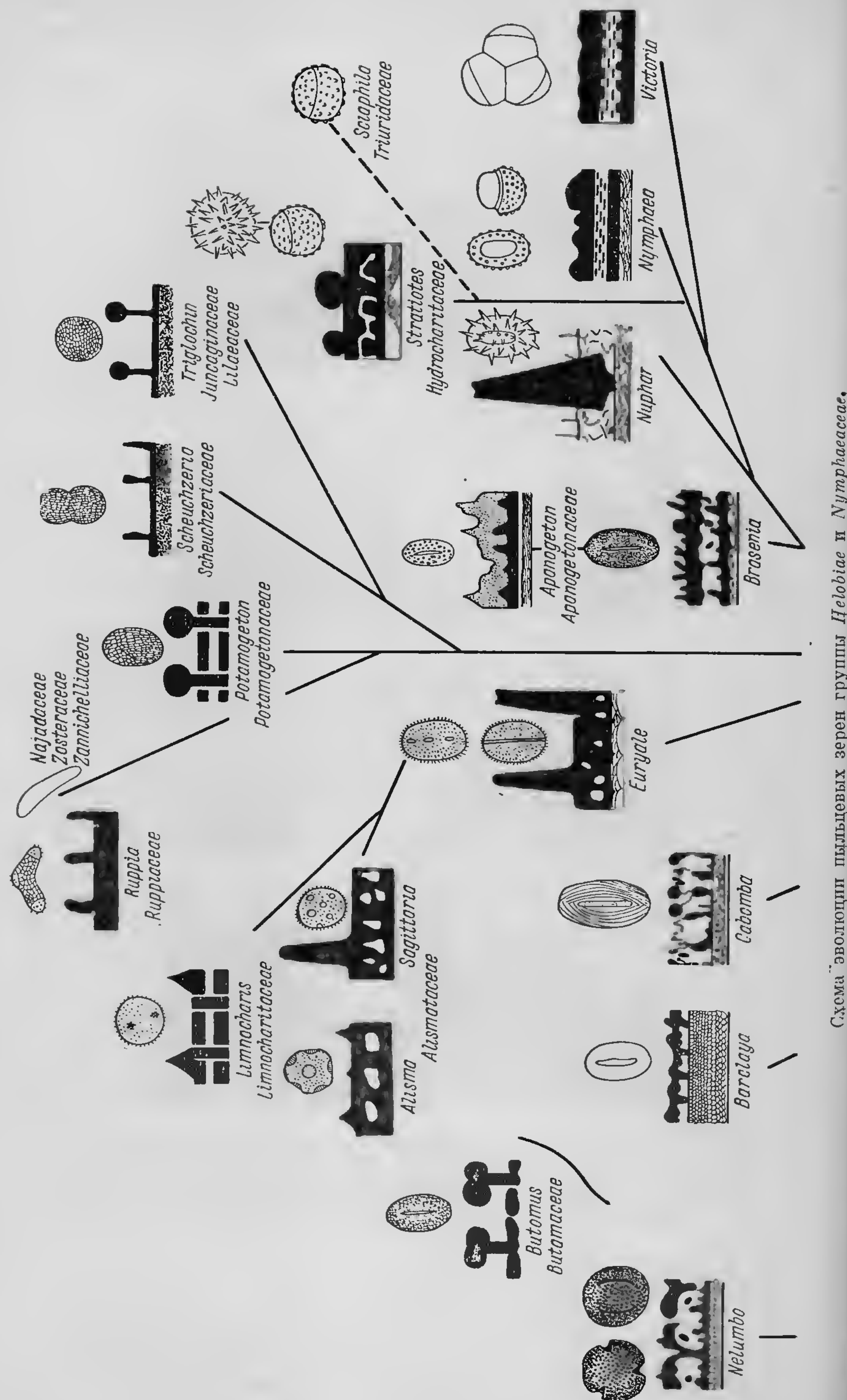


Схема эволюции пыльцевых зерен группы *Helobiae* и *Nymphaeaceae*.

Liliales, среди которых имеются дистально однобороздные пыльцевые зерна с сетчатым рисунком поверхности и стенками сеточки, состоящими из отчетливых столбиков.

Несмотря на разнообразие в строении пыльцевых зерен *Helobiae*, все они, кроме рода *Butomus*, тем или иным путем связаны своим происхождением с предками нимфейных. Эволюция водолюбов могла идти по следующим направлениям (см. схему эволюции пыльцевых зерен водолюбов). От пыльцевых зерен типа *Euryale*, по-видимому, произошли многопоровые пыльцевые зерна сем. Частуховых. Сходство проявляется в очень близком строении экзины, в намечающемся у *Euryale* процессе образования многопоровых пыльцевых зерен, а также в наличии однотипных скульптурных элементов.

Роды *Limnocharis*, *Hydrocleys*, *Tenagocharis* и *Ostenia* имеют шарообразные многопоровые шиповатые зерна. Поровая мембрана имеет те же структурные и скульптурные элементы, что и вся поверхность пыльцевого зерна, и неотчетливый поровый край. Такого типа пыльцевые зерна характерны для сем. Частуховых, но в отличие от последних в спородерме имеются простые столбики. Пишон (Pichon, 1940), А. Л. Тахтаджян (1959, 1964), Л. А. Куприянова (1954), Кимура (Kimura, 1956) исключают эти роды из сем. *Butomaceae*, относя их к сем. *Alismataceae* (Пишон) или выделяя в самостоятельное сем. *Limnocharitaceae* (А. Л. Тахтаджян, Л. А. Куприянова, Кимура). Общий тип строения пыльцевого зерна и микростроение экзины подтверждают правильность выделения родов *Limnocharis*, *Tenagocharis*, *Hydrocleys* и *Ostenia* в сем. *Limnocharitaceae*.

Самостоятельную линию эволюции, очевидно, представляют сем. *Potamogetonaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Juncaginaceae*, *Lilaeaceae*, *Ruppiaceae*, *Zosteraceae*, *Najadaceae*. Пыльцевые зерна здесь безапертурные, эктэкзина снабжена простыми или булавовидными столбиками, образующими на поверхности зерна отчетливую сеточку. В спородерме *Potamogeton* отчетливо выделяются отдельные слои, граница между которыми сглаживается у родов *Scheuchzeria* и *Triglochin*, а у *Ruppia* полностью исчезает. У представителей сем. *Zosteraceae* и *Najadaceae* эволюция идет еще дальше и экзина у пыльцевых зерен совсем исчезает. Пыльцевые зерна *Ruppia* на первый взгляд резко отличаются от зерен рассматриваемой нами группы. Однако, принимая во внимание экологию данного рода и строение экзины, легко представить процесс их образования. Предки *Ruppia* были, по всей вероятности, близки к предкам современных *Potamogetonaceae* и имели эллипсоидальные, безапертурные пыльцевые зерна; от них отделилась ветвь, полностью приспособившаяся к водным условиям существования. Попадая в воду, пыльцевые зерна испытывали сильное давление со стороны внутреннего содержимого. Экзина начала растягиваться прежде всего там, где у пыльцевых зерен предков была борозда. Одно и то же количество столбиков в местах растяжения приходилось уже на значительно большую площадь поверхности, вследствии чего сомкнутость стенки сеточки нарушалась. Утонченные места оболочки приняли на себя функцию гармомегатов. Этот тип зерна является переходным к безэкзинным пыльцевым зернам. У *Ruppia* он наследственно закрепился в связи с особенностями местообитания (частые изменения уровня воды в водоеме, при котором пыльники, как и все растение, могут в течение длительного времени находиться над водой).

Пыльцевые зерна перечисленных семейств, очевидно, развивались параллельно первой группе.

Зерна *Aponogeton* по общему типу строения и микростроению спородермы близки к *Brasenia*.

От предков *Nymphaea* могли произойти пыльцевые зерна сем. *Hydrocharitaceae* и *Triuridaceae*. Наиболее примитивными среди *Hydrocharitaceae* являются пыльцевые зерна рода *Stratiotes*. Они имеют широкую борозду, прикрытую крышечкой, которая часто отрывается. Рисунок поверхности основной части зерна и крышечки крупнобородавчатый, причем бородавки разных размеров. По внешнему виду эти зерна очень напоминают пыльцевые зерна кувшинок, отличаясь от последних отсутствием опоясывающей борозды. Микростроение спородермы *Stratiotes* так же близко к роду *Nymphaea* (наличие арок волокнисто-сетчатого строения, сложно ветвящихся столбиков эктэкзины). Остальные представители этого семейства имеют более продвинутые пыльцевые зерна (безапертурные, шиповатые).

Итак, среди водолюбов, на наш взгляд, выделяются четыре основные линии развития пыльцевых зерен, берущие начало от предков современных нимфейных.

От зерен типа *Euryale*, по-видимому, произошли многопоровые зерна сем. *Alismataceae* и *Limnocharitaceae*.

Предки нимфейных, очевидно, дали начало близким между собой сем. *Potamogetonaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Juncaginaceae*, *Lilaeaceae*, *Ruppiaceae*, *Zosteraceae*, *Najadaceae*.

Весьма вероятным представляется происхождение сем. *Hydrocharitaceae* и *Triuridaceae* от предков *Nymphaea*.

Самостоятельную линию развития представляет сем. *Aponogetonaceae*, пыльцевые зерна которого обнаруживают значительное сходство с *Brasenia*.

Литература

Бирюзов В. И. и др. (1963). Электронномикроскопические методы исследования биологических объектов. — Куприянова Л. А. (1945). О пыльце однодольных растений. Сов. бот., 13, 3. — Куприянова Л. А. (1948). Морфология

пыльцы однодольных растений. (Материалы к филогении класса). Тр. БИН АН СССР, сер. I, Флора и систематика высших растений. — К у п р и я н о в а Л. А. (1954). Палинологические данные к филогении класса однодольных растений. Вопросы бот., 1. — М е й е р Н. Р. (1964). Палинологические исследования семейства нимфейных. Бот. журн., 10. — П и з Д. (1963). Гистологическая техника в электронной микроскопии. — C h a d e f a u d M. et L. E m b e r g e r. (1960). Traité de Botanique (Systematique), II, 1. — E n g l e r A. (1964). Syllabus der Pflanzenfamilien, II.— E r d t m a n G. (1944). Pollen Morphology and Plant Taxonomy, II. Notes on some Monocotyledonous Pollen Types. Sv. Bot. Tidskr., 38, 2. — E r d t m a n G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — F a e g r i K., J. I v e r s e n. (1950). Textbook of modern pollen analysis. — H u t c h i n s o n J. (1959). The Families of flowering plants. II. Monocotyledons. — K i m u r a I. (1956). Systeme et phylogenie *Monocotyledones*. Not. Syst., 15.— P i c h o n M. (1940). Sur les *Alismataceae* et les *Butomaceae* (includes *Albidella* gen. nov. key to genera of redened *Alismaceae*). Not. Syst. Paris. — T a k h t a j a n A. (1959). Die Evolution der Angiospermen. — T a k h t a j a n A. (1964). The taxa of the higher plants above the rank of order. Reprinted from Taxon 1315. — W o d e h o u s e R. (1935). Pollen grains. — W o d e h o u s. R. (1936). Pollen grains in the identification and classification of plants. VIII. The *Alismataceae*. Amer. Journ. Bot., 23.

Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

УДК 581.14 : 633.872 : 581.526.426

П. П. Трескин

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ И РОСТА СЕЯНЦЕВ ДУБА В БИОГЕОЦЕНОЗАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

С 2 рисунками

P. P. T R E S K I N. ON CERTAIN CHARACTERISTIC FEATURES OF THE SEASONAL DEVELOPMENT AND GROWTH OF OAK SEEDLINGS IN THE BIOGEOCOENOSES OF THE SOUTHERN TAIGA

Как известно, подрост древесных пород, в том числе и дуба, под пологом сомкнутых древостоев характеризуется весьма выраженной угнетенностью и подавленностью процессов роста и формирования. При этом существенно нарушаются ритмы общего и сезонного развития дубков.

Одной из ведущих причин плохого состояния сеянцев древесных пород справедливо считаются конкурентные взаимоотношения между подростом и древостоем. Многочисленные наблюдения и специальные исследования позволяют рассматривать указанные особенности ювенильных форм дуба как частный случай общей закономерности, заключающейся в том, что конкуренция в растительных сообществах сдерживает темпы развития многолетних растений и вызывает значительные сдвиги в их сезонном развитии (Сукачев 1941; Работнов, 1950).

Однако экологическое содержание тех сложнейших влияний, которые оказывает древостой на подрост, до сих пор во многом остается еще недостаточно изученным. В самом деле, в лесоводстве издавна сложилось весьма одностороннее представление, что подавленное состояние и гибель подроста дуба в условиях фитосреды лесных сообществ является результатом главным образом недостатка света вследствие перехвата львиной доли его кронами взрослых деревьев. Подобная трактовка угнетенного состояния сеянцев дуба, развивающихся в условиях лесных сообществ, прослеживается вплоть до настоящего времени (Корнаковский, 1904; Хитрово, 1907; Волженцев, 1912; Юницкий, 1927; Пятницкий, 1933; Юнаш, 1940; Астапова, 1954; Попов, 1960; Серебряков, 1962). Между тем еще Г. Ф. Морозов (1924 : 287), оценивая взгляды старых лесоводов на роль света в развитии подроста древесных пород, писал следующее: «. . . угнетенность подроста есть как бы алгебраическая сумма всех влияний, которые он испытывает, живя под пологом самого сильного конкурента — материнского организма; в частности же, решающая роль может переходить то к одному, то к другому фактору». Согласно Г. Ф. Морозову, важнейшее значение при этом имеют общие физико-географические условия произрастания леса.

Результаты экспериментального изучения взаимоотношений между различными поколениями древесных пород в лесных фитоценозах средней и южной тайги привели В. Г. Карпова (1960а), в противовес общепринятому мнению, к выводу, что в таежных лесах решающим фактором, определяющим угнетенное состояние и гибель подроста, является наряду с перехватом света листьями взрослых деревьев конкуренция корней древостоя за питательные вещества и почвенную влагу.

В вегетационный период 1965 г. нами была предпринята попытка экспериментального изучения особенностей морфогенеза сеянцев дуба черешчатого *Quercus robur* var. *tardiflora* Czern. в условиях фитосреды березовых и еловых сообществ южной тайги. Ставилась задача выяснить реакцию различных элементов морфологической структуры ювенильных форм дуба на тот сложный комплекс условий, который слагает фитосреду таежных сообществ и выделить среди них факторы, занимающие ведущее место в морфогенезе сеянцев данной породы. Наблюдения и сбор материала производились в Шекснинском лесничестве Рыбинского лесхоза, расположенном в северной части Ярославской области, в месте исследовательских работ Южнотаежного стационара Лаборатории лесоведения АН СССР. Подробные сведения о лесорастительных условиях района можно найти в работах Ли Уэнь-хуа и Сюй Чжень-бан (1961), В. Г. Карпова (1960а, 1962, 1964), А. Я. Орлова (1960, 1966).

Объектами исследований послужили экспериментальные посевы дуба, заложенные в 1958 г. В. Г. Карповым с целью изучения механизма взаимодействия древостоя и подроста в биогеоценозах темнохвойной тайги. Сущность опыта сводилась к искусственному введению сеянцев дуба под полог различных древостоев путем высева желудей на парных площадках (контроль и опыт) размером 2×2 и 2×4 м. Вокруг опытных площадок производилась траншейная окопка на глубину 40 см с целью изоляции дубков от воздействия корневых систем взрослых деревьев. Контрольные площадки оставлялись без изменения. Надземные части травяно-кустарничкового покрова удалялись на обеих площадках. Парные площадки в пределах каждого древостоя располагались по возможности в условиях одинакового освещения и загрузки почвы корнями деревьев.

Для анализа морфологической структуры нами были выбраны сеянцы дуба, выращенные в сообществах сукцессионного ряда кислично-папоротниковой серии: открытая вырубка → березняк снытево-разнотравный → ельник кислично-папоротниковый. В настоящем сообщении мы не ставим целью давать подробную лесотипологическую характеристику указанных сообществ. Эта задача уже выполнена до нас, и сведения по данному вопросу можно найти у цитируемых выше авторов (Ли Уэнь-хуа и Сюй Чжень-бан, 1961; Карпов, 1964; Орлов, 1966). Укажем, однако, что изучаемые фитоценозы чрезвычайно резко отличаются по своему составу и строению, а в силу этого они различаются и по сочетанию и напряженности факторов, слагающих их внутреннюю среду. Можно считать, что в условиях открытой вырубки сеянцы дуба развиваются исключительно лишь под влиянием физико-географических условий (полный свет, отсутствие конкуренции корней древостоя, весьма резкие суточные колебания температуры и влажности воздуха и пр.). Полог древостоев значительно изменяет среду развития сеянцев. Интенсивность освещения в условиях березняка в тени составляет в среднем 4.5%, а под пологом ели — соответственно 3.5% от открытого места. Значительно отличаются березовый и еловый древостои по характеру размещения и общего содержания корней в почве, в том числе сосущих (Карпов, 1960а; Орлов, 1959, 1966). Общая масса корней несколько выше в березняке, нежели в ельнике (примерно в 1.5 раза). Основное количество сосущих корней в ельнике кислично-папоротниковом сосредоточено в самых верхних горизонтах почвы (до 99% в пределах глубины 0—30 см), что, согласно В. Г. Карпову, является причиной высокой напряженности конкурентных взаимоотношений между корнями подроста и древесных пород за питательные вещества. В условиях березняка снытево-разнотравного корневые системы деревьев охватывают большой объем почвы, сосущие корни распределены равномернее, что обеспечивает более полное использование питательных веществ почвы березовым древостоем. Наконец, значительные отличия между изучаемыми древостоями наблюдаются в суточной и сезонной динамике температурных условий и влажности воздуха. В частности, под древостоем ели суточные колебания температуры и влажности наиболее сглажены, а в березняке они занимают в этом отношении промежуточное положение между колебаниями, наблюдаемыми в ельнике и на открытой вырубке. Однако наши наблюдения показали, что в течение почти всего периода вегетации среднесуточные температуры воздуха были самыми высокими в условиях березняка снытево-разнотравного, самыми низкими — на вырубке; ельник кислично-папоротниковый по этому признаку занимает промежуточное положение. Условия эксперимента и выбор сообществ позволили подойти к раздельной оценке факторов фитосреды в их влиянии на развитие сеянцев дуба.

В связи с общей поставленной задачей производились детальные наблюдения за ритмикой сезонного развития и формирования побегов дубков. Фенологические наблюдения велись от начала и до конца вегетации сеянцев, причем в периоды распускания почек и активного роста побегов, в том числе в период вторичного роста, с интервалом в один день, а в остальное время — через каждые 4—5 дней. С этой целью на каждой площадке было заэтикетировано по 40—50 типичных по высоте и общему развитию модельных дубков, для каждого из которых производились отметки фенофаз по методике И. Н. Бейдеман (1954, 1960). Кроме того, проводились наблюдения за ростом верхушечных побегов (как весенних, так и Ивановых) путем периодического (через день) измерения прироста последних у 10—12 моделей, характеризующихся типичными сроками наступления фаз набухания и распускания почек. На основе этих данных были построены кривые, причем, в целях сравнения характера роста побегов в различных вариантах опыта, прирост выражался в процентах от общей длины закончившего рост побега. Для получения кривых прироста летних побегов учитывались только те из них, которые полностью проходили свой цикл роста и приступали к закладке верхушечной почки.

Мощность развития сеянцев дуба на восьмом году жизни в различных условиях фитосреды

Варианты опыта	Высота стебля (в см)	Диаметр корневой шейки (в мм)	Количество циклов роста главной оси	Длина верхушечного побега (в см): весеннего	летнего	Общее число побегов, возникших за сезон	Общая площадь листьев (в дм²)	Средняя площадь одного листа (в см²)	Общий вес корней (в г)
Открытая вырубка	144.6±9.73	28.5±1.41	12.3±0.35	16.9±2.15	28.5±1.02	107.3±14.8	57.82±6.42	14.9±0.88	48.22
Березняк снытево-разнотравный:									
в контакте с корнями деревьев . . .	52.6±2.49	8.4±0.39	8.1±0.1	14 ±1.13	0	3.9±0.56	5.21±0.44	30.9±2.7	7.63
с изоляцией от корней деревьев . .	96.5±2.88	12.1±0.54	10.1±0.25	15.6±1.21	7.6±1.14	12.4±1.15	16.17±1.26	28.1±2.1	12.49
Ельник кислично-папоротниковый:									
в контакте с корнями деревьев . . .	68.5±2.49	6.7±0.39	9.2±0.1	10.9±1.13	4.7±1.1	3.7±0.56	5.17±0.44	29.8±2.7	3.47
с изоляцией от корней деревьев . .	68.3±2.88	7.8±0.54	9.4±0.25	11.5±1.21	3.3±1.01	5.8±1.15	5.71±1.26	26.6±2.1	4.07

Некоторые показатели, характеризующие мощность развития и общее состояние восьмилетних сеянцев дуба, развивающихся в различных условиях фитосреды, представлены в таблице. Наибольшего развития достигли сеянцы, растущие в условиях открытой вырубки, вне влияния со стороны древостоя. Под пологом исследуемых еловых и березовых сообществ развитие дубков было весьма подавлено. При этом в условиях ельника кислично-папоротникового угнетенное состояние сеянцев объяснялось главным образом недостатком света. Очевидно, слабая фотосинтетическая деятельность растений ограничивает их ответные реакции на конкуренцию в сфере корневых систем. Под пологом же березового древостоя наряду с конкуренцией за свет исключительно четко выражены неблагоприятные влияния со стороны корневой системы березы.

Спектры фенонаблюдений над сеянцами дуба, развивающимися в различных условиях фитосреды, показаны на рис. 1. Из приводимых данных ясно видно, что древостои березовых и еловых сообществ накладывают существенный отпечаток на ритм сезонного развития дубков. Однако механизм этих влияний весьма сложен и неодинаков в различных сообществах и в различные периоды вегетационного периода. Так, если сравнивать время наступления весенних фенофаз (набухания и распускания почек) у сеянцев, растущих в условиях открытой вырубки и под пологом древостоев, то нетрудно заметить, что на данных этапах развития преобладают защитные функции древостоя. Дубки, развивающиеся вне влияния березовых и еловых древостоев, выходят из состояния покоя в своей основной массе на 20 и более дней позже, нежели сеянцы, растущие под пологом деревьев, и обладают сильно растянутыми периодами набухания и распускания почек. Последнее проявляется не только в сроках наступления начальных фаз развития у отдельных дубков в пределах площадки, но и в отличиях между развитием почек на одном и том же растении.[1] Раньше остальных просыпаются почки самых нижних побегов кроны. В конечном итоге это приводит к тому, что у ряда растений к моменту набухания почек верхушечных побегов в нижней части кроны весенняя генерация побегов уже заканчивает свой рост и облиствение.

Напротив, в березовых и еловых сообществах почки трогаются в рост уже в середине или в конце второй декады мая, причем развитие их протекает очень энергично и равномерно.

Наблюдения над фитоклиматом и анализ литературных данных, свидетельствующих о требовательности дуба к теплу и чувствительности его к заморозкам особенно в молодом возрасте (Морозов, 1924; Сукачев, 1934; Ткаченко, 1952; Енькова, 1953; Иванова, 1953; Астапова, 1954, и др.), привели нас к выводу о том, что в условиях лесных сообществ южной тайги основное влияние древостоя на начальные этапы сезонного развития дуба осуществляется через термический фактор. Как следует из кривых, характеризующих сезонный ход температур (рис. 2), среднесуточные температуры во всех трех местообитаниях в этот период мало отличаются друг от друга. Очевидно, что главную роль здесь играют минимальные температуры. В условиях открытой вырубки вплоть до конца мая—начала июня минимальные температуры почти не поднимались выше 0°, порой снижались до —6°. Напротив, в условиях лесных сообществ, в частности в березняке, минимальные температуры были значительно выше, почти не опускаясь ниже 0°. В связи с этим не лишне сослаться на общий вывод Ф. Шнелле (1961), установившего, что для начальных фаз сезонного развития растений основное значение имеют не средние, а необходимые для их наступления минимальные температуры и продолжительность последних. Следовательно, древостои березы и ели, выравнивая суточные колебания температур, существенно раздвигают рамки активной вегетации дубков. Это тем более важно отметить, что, согласно наблюдениям целого ряда исследователей (Морозов, 1924; Burger, 1926; Rubner, 1934; Гулисашвили, 1955), одним из определяющих условий существования дуба у северных пределов его ареала и на больших высотах является краткость вегетационного периода при недостатке тепла.

[1] При построении спектра сезонного развития дубков, растущих на открытой вырубке, принимались во внимание почки верхней части кроны.

Экологическая сущность защитных влияний лесного полога на фоне местных условий климата и почв становится еще более понятной, если учесть биологические особенности дуба как особой экобиоморфы со свойственными ей особенностями физиологических процессов. Согласно Босу (Bos, 1932), распускание почек и весенний рост побегов у древесных пород происходят главным образом за счет резерва воды и питательных веществ в стволе и ветвях; только после достаточного прогревания почвы почвенная влага становится доступной молодым побегам. Энергичное использование запаса пластических веществ в начале вегетации, по-видимому, особенно свойственно дубу, обладающему исключительно быстрым, скачкообразным ростом весенних побегов. Для того чтобы использовать этот запас, необходим определенный температурный уровень, обеспечивающий нормальное протекание ферментативных процессов. Для дуба этот уровень весьма высок. Анго (цит. по: Шнелле, 1961) на основе многолетних фенологических наблюдений пришел к заключению, что во Франции средняя температура воздуха, необходимая для распускания листьев дуба, лежит в пределах 11.1—12.2°. Наши наблюдения также показывают (рис. 2), что активный рост весенних побегов дубков во всех вариантах опыта начался в середине первой декады июня, когда среднесуточная температура поднялась выше 10°, а минимальная не опускалась ниже 4—5°. Поэтому на открытой вырубке наступление фаз распускания и окончательного формирования листвы у дубков также запаздывает по сравнению с сеянцами, растущими под пологом древостоев.

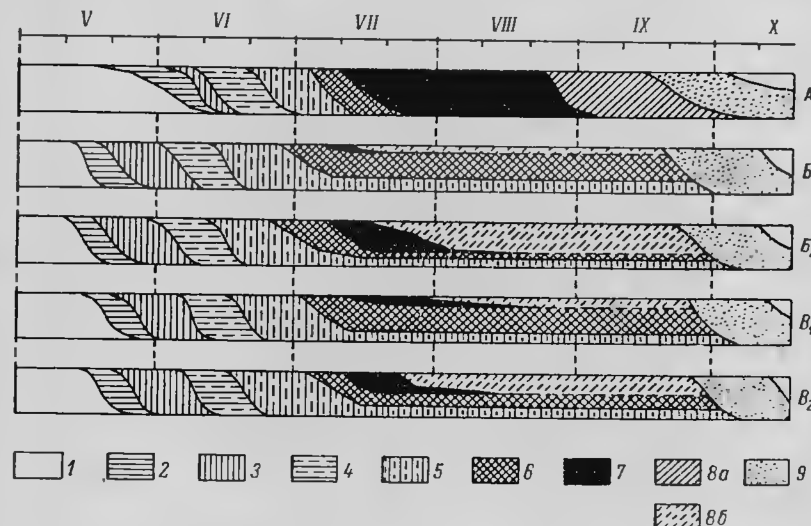


Рис. 1. Фенологические спектры сезонного развития сеянцев дуба в различных условиях фитосреды.

1 — состояние покоя; *2* — набухание почек; *3* — распускание почек; *4* — формирование листьев; *5* — начальный период формирования верхушечной почки; *6* — окончательное оформление верхушечной почки; *7* — период вторичного роста; *8а* — формирование вторичных почек; *8б* — Иванов побег отмер, формирования вторичных почек не происходит; *9* — осеннее расцвечивание листвы. *А* — открытая вырубка; $Б_1$ — березняк снытево-разнотравный в контакте с корнями деревьев; $Б_2$ — березняк снытево-разнотравный, конкуренция корней древостоя снята; $В_1$ — ельник кислично-папоротниковый в контакте с корнями деревьев; $В_2$ — ельник кислично-папоротниковый, конкуренция корней древостоя снята.

Конкуренция со стороны надземных и подземных частей древостоев оказывает влияние на начальные этапы сезонного развития сеянцев дуба, но ее значение явно перекрывается воздействиями защитного характера. Конкуренция деревьев сказывается при этом опосредствованно, через накопление пластических веществ в предыдущем сезоне. Отчасти поэтому дубки, растущие на открытой вырубке вне влияния конкуренции березы и ели, как наиболее мощно развитые и обладающие значительным резервом питательных веществ, характеризуются быстрыми темпами прохождения фаз весеннего развития, несмотря на более поздние сроки их наступления. Сеянцы,

растущие в контакте с корнями березы, на 2—3 дня отстают в наступлении набухания почек от растений, изолированных от воздействия корней. Из сравнения дубков, развивающихся под пологом березняка и ельника вне влияния корней древостоя, видно, что конкуренция за свет также вызывает задержку выхода из состояния покоя на 2—3 дня. Некоторое торможение вступления дубков в фазу набухания почек в ельнике кислично-папоротниковом отчасти следует связать с особенностями весенней динамики микроклимата под пологом ели (более медленное прогревание почвы и воздуха).

Значение соревнования дубков с древостоями за свет и питательные вещества почвы начинает очень сильно сказываться с момента окончательного формирования листьев, с исчерпанием запасных пластических веществ и переходом сеянцев к активной ассимиляции. Конкуренция древостоя вызывает особенно сильные изменения в характере и сроках развития верхушечных почек, в их дальнейшей судьбе (см. также Карпов, 1955 г.). Как видно, сеянцы, развивающиеся вне влияния взрослых деревьев (открытая вырубка), очень быстро, в течение 20—22 дней, полностью формируют верхушечную почку. Сопоставляя это с литературными данными (Грудзинская, 1964), можно сделать вывод, что именно активные формообразовательные процессы в почках вызвали в этих условиях обильное летнее побегообразование. Все дубки, взятые под наблюдение на открытой вырубке, в середине июля вступили в фазу вторичного роста.

По мере возрастания напряженности соревнования за свет в ряду открытая вырубка → березняк → ельник (вариант с изоляцией корней деревьев) формирование почек все более затрудняется. Это проявляется прежде всего в том, что терминальные почки верхушечных побегов у ряда дубков совсем не закладываются или развиваются столь медленно, что к концу вегетации все еще находятся в зачаточном состоянии и не имеют развитых покровных чешуй. В березняке на площадке с обрубкой корней деревьев таких дубков оказалось 18.5%, а в ельнике — соответственно 24.5%. Основная масса сеянцев в березняке под влиянием недостатка света растягивает период формирования почек до месяца и более. Под пологом же ели лишь 45% дубков сформировали терминальную почку в течение месяца, а остальные сеянцы либо вовсе ее не заложили, либо ее формирование растягивалось на весь июль, август и начало сентября. Сеянцы дуба на площадках с изоляцией от корней деревьев, у которых процессы внутрипочечного развития протекали успешно, в конце первой декады июля приступили к образованию Ивановых побегов.

Конкуренция корней древостоя вызывает дальнейшее снижение интенсивности формирования почек. И в березняке, и в ельнике сеянцы, находящиеся под влиянием совокупного воздействия надземных и подземных частей древостоев, растягивали период эмбрионального развития побегов в почках почти до конца сентября. При этом количество дубков, не сформировавших верхушечную почку, в березняке возросло до 30%, а в ельнике осталось почти такое же (около 25%). И в том, и в другом случае лишь 10—20% сеянцев проявили способность к вторичному росту. Важно отметить, что конкуренция корней деревьев в большей мере сказывается в условиях березового древостоя, на фоне более благоприятных световых условий, чем под пологом ели, в условиях исключительно высокой напряженности светового фактора. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить феноспектры контрольных дубков, развивающихся в том и другом сообществе. Как видно, они представляют собой как бы копию один другого, хотя условия освещения для развития дубков весьма различны.

Изучение вторичного роста сеянцев дуба, развивающихся при разных сочетаниях и напряженности факторов фитосреды, показало, что даже в случаях интенсивного эмбрионального развития летних побегов их внепочечный рост сильно подавляется конкуренцией древостоя. Несмотря на то что во второй половине августа началось заметное снижение температур, безусловно отразившееся на характере роста Ивановых побегов, в условиях открытой вырубки, на фоне наиболее неблагоприятного температурного режима, летний рост протекал наиболее успешно. Все летние побеги в данных условиях успели закончить свой рост и приступили к закладке верхушечной почки. Однако с этого момента процесс формирования Ивановых побегов стал резко тормозиться, а затем и вовсе прекратился. Побеги при этом не успели одревеснеть, особенно в верхней своей трети, листья не достигли своих нормальных размеров, оставаясь светло-зелеными, а в середине сентября, после значительного похолодания, приобрели интенсивное окрашивание антоцианом. Анализ морфологической структуры дубков, растущих на открытой вырубке, показал, что невызревание летних побегов носит регулярный характер. Невызревшие побеги, подвергаясь зимнему иссушению и морозам, теряют свою верхнюю часть (иногда гибнут целиком), а следовательно, верхушечную и верхние боковые почки. Весеннее возобновление роста происходит за счет слабо развитых боковых почек летних побегов и спящих почек на весенних побегах предыдущего года. И тем не менее подчеркиваем, что летнее побегообразование на открытой вырубке протекает успешнее, чем под пологом древостоя.

Если конкурентные влияния древостоев еще допускают более или менее успешное формирование почек на весенних побегах и их вступление в фазу вторичного роста, то дальнейшее развитие летних побегов сильно ограничено. Обычно только что вышедший из почки зачаток летнего побега после 2—6 дней активного роста неожиданно буреет, а затем засыхает. Лишь очень небольшая часть начавших свое развитие летних побегов проходит цикл развития до конца. В этом случае формируется верхушечная почка и побег успевает одревеснеть. Следовательно, здесь опять-таки сказывается

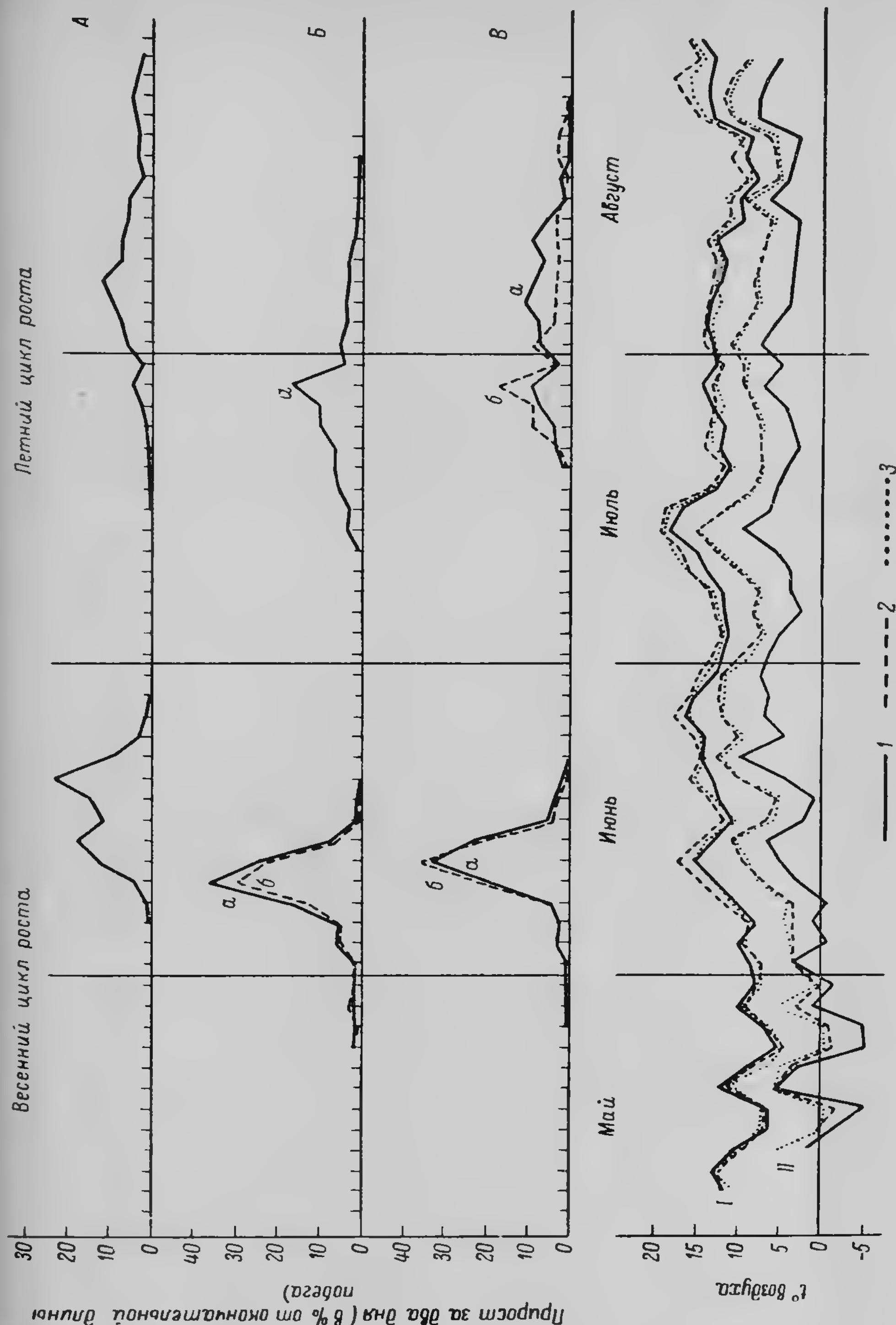


Рис. 2. Кривые роста верхушечных побегов дубков в различных условиях фитосреды.

А — открытая вырубка; Б — березняк снытево-разнотравный; В — ельник кислично-папоротниковый; а — в условиях изоляции от корней деревьев; б — в контакте с корнями деревьев. Внизу — кривые сезонного хода средних (I) и минимальных (II) температур: 1 — на открытой вырубке; 2 — под пологом березы; 3 — под пологом ели.

защитное влияние полога деревьев. О том, насколько часто летние побеги в различных вариантах опыта имеют возможность нормально развиваться и какое значение они имеют в общем формировании морфологической структуры дубков, можно судить по такому показателю, как общее количество циклов роста, т. е. количество элементарных побегов в смысле И. А. Грудзинской (1960), слагающих главную ось (стволик) сеянцев (см. таблицу). Так (по данным статистической обработки) у восьмилетних дубков, выросших в условиях открытой вырубки, главная ось состоит из 12.3 элементарных побегов. Следовательно, нарастание главной оси более чем четыре раза происходило за счет Ивановых побегов. В березняке, в условиях изоляции от корней деревьев, летние побеги участвовали в росте главной оси за восемь лет не менее двух раз и т. д. Сопоставляя эти цифры, можно сделать вывод, что наряду с конкуренцией за свет существенное значение в развитии дубков имеет и корневая конкуренция, что особенно явно проявляется под березовым древостоем. В ельнике кислично-папоротниковом конкуренция со стороны надземных частей древостоев перекрывает неблагоприятные влияния со стороны корней ели.

Фенологические спектры развития сеянцев дуба в различных вариантах опыта показывают, что со второй половины вегетационного сезона конкурентные влияния древостоев перекрывают воздействия защитного характера, определяют процессы формирования почек и их судьбу и тем самым предопределяют характер морфогенеза дубков в целом. Без сомнения, характер и темпы прохождения этих фаз являются внешним отражением интенсивности физиологических процессов, в первую очередь энергии фотосинтеза и поглощающей деятельности корневых систем, которые определяют накопление резервных пластических веществ, необходимых для фаз весеннего роста и развития. Поэтому, несмотря на исключительно выраженные защитные влияния древостоев на развитие дубков в районе исследований, конкуренция в итоге имеет решающее значение.

В дополнение к изложенным данным рассмотрим результаты наблюдений за ростом весенних и летних побегов. Из приводимых на рис. 2 графиков видно, что в условиях сообществ южной тайги сохраняется свойственный весенним побегам дуба энергичный, скачкообразный характер роста (Иванова, 1953). При этом подтверждается наш прежний вывод о том, что конкуренция древостоя в период прохождения весенних фенофаз не оказывает непосредственного влияния на развитие дубков, происходящее главным образом за счет запаса питательных веществ. В самом деле, кривые роста весенних побегов сеянцев под пологом деревьев во всех вариантах опыта очень сходны: пологий характер кривой в первой половине периода роста сменяется затем резким подъемом и столь же резким ее спадом. Ясно видно, что различия в сроках начала роста побегов определяются причинами фитоклиматического порядка, главным образом температурными условиями. Очень четко выражено соответствие кривых роста и хода температур. При этом наблюдается та же закономерность, что и при набухании почек: раньше всего благоприятные условия наступают в березняке, затем в ельнике и значительно позже на открытой вырубке. Ярко проявляются защитные функции древостоя. При отсутствии защиты древесного полога (вырубка) неблагоприятный ход минимальных температур вызвал запоздание роста, ломку кривой, ее двувершинный характер и некоторую растянутость во времени. Таким образом, температурный фактор является одним из важнейших условий, определяющих весенний рост дубков, в чем мы полностью согласны с Н. Е. Ивановой (1953).

Однако влияние конкуренции древостоя сказывается на росте весенних побегов опосредствованно, через процессы формирования почек и накопления резерва пластических веществ в предыдущем сезоне. Это выражается в абсолютных размерах прироста и окончательной длине верхушечных побегов (см. таблицу).

Кривая роста летних побегов резко отличается от кривой роста весенних побегов. Это проявляется в ее растянутом, общем пологом характере и зачастую в не совсем ярко выраженной многовершинности. Сопоставляя ход роста Ивановых побегов с динамикой температур, можно заключить, что и здесь защитные влияния древостоя имеют место, особенно в период окончания роста. Именно с этим следует связать особенно растянутый и пологий характер кривой во второй половине августа в условиях вырубки, где развитие дубков в целом запаздывает по сравнению с таковым в лесу. Особый характер летнего роста по сравнению с весенним можно объяснить условиями его осуществления. Если весенние побеги растут за счет запаса пластических веществ, то летние побеги формируются в период ассимиляционной деятельности дубков и ограничены в возможности использования ассимилятов. Это тем более сильно сказывается на фоне бедных подзолистых почв и недостатка тепла в конце вегетационного периода и, наконец, при конкуренции древостоя в случае развития сеянцев под пологом деревьев. Что касается многовершинности кривой летнего роста, то, помимо температурных условий, ее следует объяснять также и внутренними свойствами организма. Согласно Н. Е. Ивановой (1953), неравномерный рост весьма характерен для летних побегов и давно отмечен в народе (дуб растет «выстрелами»).

На основании изложенного материала можно сделать следующие выводы.

1. Комплекс физико-географических условий района исследования является неблагоприятным для роста и развития сеянцев дуба главным образом из-за краткости вегетационного периода. На открытой вырубке дубки поздно выходят из состояния покоя весной по сравнению с сеянцами, растущими под пологом древостоев. Значительная задержка в прохождении весенних фенофаз отражается на всех последующих этапах сезонного развития дубков, ведет к невызреванию летних побегов и гибели их верхушек в зимний период. Первый снег выпадает на еще не окончательно пожелтевшие и неопавшие листья.

2. Полог березовых и еловых древостоев оказывает очень сложное и противоречивое влияние на ритм сезонного развития дубков. Защитные функции древостоя выражены очень четко, особенно в весенний и осенний периоды, и осуществляются главным образом через сокращение амплитуды суточных колебаний и повышение минимальных температур. Вследствие этого увеличивается период активной вегетации сеянцев, а фитоценотический оптимум сезонного развития существенно расширяется.

3. Конкуренция со стороны древостоя не оказывает непосредственного влияния на темпы весеннего развития почек и роста побегов; эти процессы осуществляются за счет резерва пластических веществ и конкуренция занимает как бы подчиненное положение по сравнению с защитными функциями древесного полога. Влияние конкурентных взаимоотношений сказывается опосредствованно, через количество (а очевидно, и качество) запасных питательных веществ и вызывает небольшую задержку в наступлении весенних фенофаз. Значение конкурентных влияний древостоев резко возрастает со второй половины вегетационного сезона, определяя интенсивность физиологических процессов, а через них формообразовательные процессы в почках, летний рост побегов и накопление пластических веществ. В конечном счете неблагоприятные влияния древостоя оказываются ведущими и определяют ритм морфогенеза дубков в целом.

4. Соотношение соревнования за свет и конкуренции корневых систем под пологом различных древостоев складывается неодинаково. В ельниках кислично-папоротникового типа ведущее место занимает конкуренция со стороны надземных частей древостоя, ее влияние перекрывает конкуренцию между корнями. В березняке снытеворазнотравном на фоне более благоприятного режима освещения корневая конкуренция накладывает не меньший отпечаток на ход сезонного развития сеянцев дуба, чем конкуренция за свет.

В заключение автор пользуется случаем выразить свою глубокую благодарность В. Г. Карпову и В. К. Богачеву за руководство в работе и ценные указания при написании статьи.

Литература

Астапова Т. Н. (1954). Рост и формирование побегов дуба в лесах Подмосковья. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 37, каф. ботан., 2. — Бейдеман И. Н. (1954). Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях.— Бейдеман И. Н. (1960). Изучение фенологии компонентов растительных сообществ. Полев. геобот., II. — Волженцев А. (1912). Естественное возобновление дубовых насаждений в Углянском лесничестве Воронежской области. Изв. Лесн. инст., XXII. — Грудзинская И. А. (1960). Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. Бот. журн., 7. — Грудзинская И. А. (1964). Некоторые итоги изучения онтогенеза побегов дуба *Quercus robur* L. Бот. журн., 3. — Гулисашвили В. З. (1955). Закономерности в распространении лесной растительности и главных древесных пород в Закавказье. Бот. журн., 1 — Енькова Е. Н. (1953). Влияние поздних весенних заморозков на прирост дуба в высоту. Лесн. хоз., 12. — Иванова Н. Е. (1953). Рость дубовых молодняков. — Карпов В. Г. (1960а). Основные итоги экспериментальных исследований взаимоотношений между растениями в лесах средней тайги. Бот. журн., 2. — Карпов В. Г. (1960б). О видовом составе живых семян и запасе их в почве ельника-черничника. Тр. МОИП, 3. — Карпов В. Г. (1962). Некоторые итоги экспериментального изучения состава и строения нижних ярусов ельника-черничника. Пробл. бот., 6. — Карпов В. Г. (1964). Новые экспериментальные данные о механизме смен лесных сообществ в таежной зоне. Бот. журн., 8. — Корнаковский Г. А. (1904). О возобновлении дубовых насаждений в Теллермановской роще. Лесопром. вестн., 43, 44 и 46. — Ли Уэнь-хуа и Сюй Чжень-бан. (1961). О возобновлении ели в некоторых типах еловых лесов южной тайги европейской части СССР. Бот. журн., 2. — Морозов Г. Ф. (1924). Учение о лесе. — Орлов А. Я. (1959). Распределение сосущих корней в толще переувлажненных почв еловых лесов в связи с условиями аэрации. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 64, 1. — Орлов А. Я. (1960). Влияние почвенных факторов на основные особенности некоторых типов леса южной тайги. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 65, 3. — Орлов А. Я. (1966). Влияние избытка влаги и других почвенных факторов на корневые системы и продуктивность еловых лесов южной тайги. В сб.: Влияние избыточного увлажнения почв на продуктивность лесов. — Попов В. В. (1960). Научные основы выращивания широколиственных насаждений в северной лесостепи. — Пятницкий С. С. (1933). Естественное семенное возобновление в Чугуево-Бобчинской дубраве. Тр. Чугуево-Бобчинской лесн. опытн. станц., 1. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III. 6. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Сукачев В. Н. (1934). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Сукачев В. Н. (1941). Влияние интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие. ДАН СССР, 30, 8. — Ткаченко М. Е. (1952). Общее лесоводство. — Хитрово А. (1907). Казанские нагорные дубравы. Лесн. журн., 5. — Шпелле Ф. (1961). Фенология растений. — Юнаш Г. Г. (1940). Возоб-

новление дуба в Шиповом лесу. Лесн. хоз., 10. — Юницкий А. А. (1927). О возобновлении дуба торчками. Лесоведение и лесоводство, 4. — Bos H. (1932). Die Ursachen der Tempoänderungen bei Spozsbildung im Frühjahr. Acta Phänologika, 1. — Burger H. (1926). Die Verbreitung der Stiel und Traubeneiche in der Schweiz. Schweiz. Zeitschr., 1. Forstw. — Rubner K. (1934). Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus.

Ярославль. (Получено 18 VIII 1966).

УДК 57 : 581.135.4

Е. Н. Герасимова-Навашина

ЕЩЕ ОБ ОДНОЙ ВОЗМОЖНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ФУНКЦИИ НЕКТАРНИКОВ

H. N. GERASIMOVA-HAVASHINA. ON ANOTHER BIOLOGICAL FUNCTION OF NECTARIES

Хотя взгляд на нектарники, как на специфическое приспособление для привлечения насекомых, обеспечивающих перенос пыльцы, является общепринятым, существует также мнение о возможных иных функциях этих образований, характерных для цветков покрытосеменных. Дарвин, которому наука обязана утверждением одного из основных законов природы о пользе для вида перекрестного опыления и в связи с этим блестящей разработкой учения о роли строения цветков и, в частности, нектарников в этом опылении, не отрицал такой возможности. Автор недавно вышедшего монографического исследования над нектарниками Н. Н. Карташова (1965) также склоняется к этому мнению. Из литературы вопроса, за ознакомлением с которой мы отсылаем читателя к упомянутому исследованию, явствует, что первоначально в нектарниках видели источник веществ, необходимых для роста зародышей, регулятор функции тычинок (открывание пыльников) или, наконец, фактор, важный для развития и созревания завязи, плода и семени. Именно последняя функция представляется Карташовой наиболее вероятной.

При анализе вопроса о значении нектарников различные авторы опирались на данные сравнительно-морфологического, обще-биологического или экспериментального порядка. Общепризнано, что деятельность нектарников является звеном в сложной и тонкой системе взаимоотношений с насекомыми-опылителями. Наиболее существенным исходным представлением о необходимости допущения существования у нектарников иных функций является то несомненное обстоятельство, что подобные взаимоотношения не могли возникнуть сразу как нечто первичное, а непременно должны были развиться вторично в качестве специального приспособления для существовавших до того каких-то более основных функций.

При исследованиях, связанных с изучением особенностей полового процесса у покрытосеменных, мы получили данные, которые, по нашему мнению, делают вероятным существование особой функции нектарников, до сих пор не предполагавшейся никем и могущей оказаться немаловажной, а, может быть, и одной из самых существенных.

Нам кажется, что есть веские основания полагать, что секрет нектарников играет существенную роль в прорастании пыльцы и росте пыльцевых трубок, поставляя вещества, которые способствуют прохождению этих основных процессов и от которых поэтому должно зависеть осуществление сложного комплекса процесса оплодотворения. Нектарники, следовательно, с нашей точки зрения, возникли наряду и одновременно с другими членами цветка и развивались и удерживались как особый самостоятельный орган. Они являлись резервуаром веществ, необходимых для осуществления процесса оплодотворения у покрытосеменных, возможно даже регулируя этот процесс, стимулируя или, наоборот, препятствуя его прохождению в том или ином случае (совместимые и несовместимые скрещивания).

Рассмотрим фактические данные, на которых основано наше предположение. Как известно, и как это особенно обстоятельно и подробно описано и разобрано в монографии Н. Н. Карташовой, флоральные нектарники (а о них сейчас только и речь) у двудольных покрытосеменных располагаются в том или другом месте цветка; однако при анализе местоположения нектарников можно заметить, что они всегда так или иначе связаны с проводящей системой и в первую очередь с проводящей системой пестика, имея, следовательно, доступ к его проводниковой ткани, куда и может поступать секрет нектарника, несущий в основном вещества (в первую очередь сахара́), на которых хорошо растут пыльцевые трубки.

Септальные нектарники многих однодольных, подробно описанные Шнивинд-Тисс (Schniewind-Thies, 1897), представлены слоем железистых клеток, расположенных в перегородках (септах), в тех местах, где плодолистики не срастаются друг с другом. Эти крупные клетки являются по существу видоизмененным эпидермальным слоем плодолистиков и под их внешней стенкой и накапливается секрет, который в определенный период времени выделяется наружу. Мы наблюдали эти нектарники у *Scilla sibirica* Andr. и *Lilium regale* Wils. Нектарники эти здесь (в числе трех), следовательно закрытые в своей нижней части, в виде «щелей» тянутся вдоль всей завязи и открываются наружу только в верхней ее части, у самого основания столбика. Выделяющийся нектар, поступая в нектароносную «щель» и наполняя ее, появляется на верхушке завязи у подножия столбика, откуда уже по внешней стенке завязи, где имеется соответствующая бороздка, стекает вниз к основанию завязи в промежуток между нею и основаниями тычинок и околоцветника, где и накапливается, становясь доступным насекомым. Есть основания полагать, что часть нектароносной жидкости поступает в канал столбика, в котором в это время растут в изобилии пыльцевые трубки.

Мощный тяж пыльцевых трубок из столбика, разделяясь на три пучка, переходит в 3-гнездную завязь, где вдоль плаценты каждого из гнезд расположены в два ряда семяпочки, обращенные своими входными отверстиями (микропиле) к этой плаценте. Вдоль всей плаценты, куда и обращены, как только что сказано, своими входными отверстиями семяпочки, идет особая ткань (обтуратор), по которой и растут пыльцевые трубки, откуда и попадают в зародышевые мешки, изливая в них свое содержимое и осуществляя процесс оплодотворения.

Клетки обтуратора, по которым в основном растут пыльцевые трубки в завязи *Scilla* и *Lilium*, по своим внешним характеристикам очень напоминают таковые нектарников, т. е. как и те имеют признаки железистой ткани. После прохождения по ним пыльцевых трубок они сильно изменяются: их ядра теряют ядрышки, становятся пикнотическими и пр.; клетки эти явно функционируют во время прохождения по ним пыльцевых трубок, возможно и сами испытывая на себе влияние последних. Большое морфологическое и функциональное сходство этих клеток с клетками нектарников и навело нас на мысль о возможной роли секрета нектарников в росте пыльцевых трубок особенно в первую фазу — в канале столбика (где, однако, подобных клеток не наблюдается и куда секрет, по-видимому, должен поступать непосредственно из системы нектарников). Несколько сходные изменения ядер в клетках нектарников у ряда растений при их функционировании описывают для однодольных Шнивинд-Тисс (1897) и в последнее время для двудольных — Карташова (1965).

И у однодольных, как это описала еще Шнивинд-Тисс и как это мы также могли наблюдать у исследованных нами растений, нектарники расположены в непосредственной близости от проводящих элементов цветка; кроме того, еще Шнивинд-Тисс в согласии с более ранними наблюдениями Броньяра (Brogniart, 1885) подчеркивает, что с увеличением объема нектарников соответственно увеличивается и общая мощность проводящей системы (обстоятельство, по-видимому, немаловажного значения, к которому мы еще вернемся).

По данным Карташовой, у многих двудольных (имеющих нижнюю завязь) нектарники в виде кольца располагаются на верхней части завязи у основания столбика, что тоже дает основание предполагать возможность поступления их веществ в первую очередь в проводниковую ткань столбика, по которой в это время растут пыльцевые трубки.

Если мы обратимся к нектарникам сложноцветных, которые также, как известно, располагаются в виде кольцевого валика в верхней части завязи у основания столбика, то заметим, как это мы отмечали уже и ранее для видов рода *Crepis* (Навашин, Герасимова-Навашина, 1958), что как раз здесь, в этом районе расположения кольца нектароносных клеток, проходит определенная граница одной из зон пестика, именно зона перехода столбика в завязь. В этой зоне изменяется физиологическое состояние тканей пестика и соответственно идущих в этом месте по проводниковой ткани пыльцевых трубок с их содержимым, в первую очередь спермиями. При окраске кислым фуксином с метиленовым голубым после фиксации по Навашину в проводниковой ткани столбика цитоплазма пыльцевой трубки окрашивается в зеленый цвет, спермии — в синевато-зеленый; при переходе пыльцевой трубки из столбика в полость завязи (т. е. именно в районе нектарников) цитоплазма трубки окрашивается в розовый цвет, спермии — в зеленовато-синий. Нектароносные клетки при этой обработке красятся в ярко-красный цвет на синем фоне соседних тканей. Пыльцевые трубки, как уже сказано, меняют окраску в согласии с изменением красимости женских тканей в этом районе: в столбике клетки проводниковой ткани имеют зеленоватый цвет, при переходе в завязь — розовый.

Дальнейшим доказательством того, что этот район пестика, где расположено кольцо нектароносных клеток, секрет которых может оказывать прямое влияние на рост пыльцевых трубок, действительно представляет собою как бы барьерную зону, является то, что именно здесь у видов *Crepis* задерживается рост пыльцевых трубок при гибридном опылении. Это хорошо выявилось в нашей лаборатории на материале О. А. Долговой (Батыгина, Долгова, Коробова, 1961), исследовавшей рост пыльцевых трубок при опылении одного вида *Crepis* другим видом (например, *C. capillaris*×*C. tectorum*). Пыльцевые трубки именно в этом месте у основания столбика прекращают свой рост и только единичные из них его продолжают. Главная масса пыльцевых трубок в этой как бы барьерной зоне погибает: они лопаются и их содержимое выливается в межклеточные полости проводниковой ткани, разрушая и эту последнюю.

Таким образом, секрет нектарников, возможно, является тем регулирующим фактором, который обусловливает совместимость или несовместимость скрещиваний: окончательный ответ дадут дальнейшие эксперименты.

Итак, только что описанные данные поддерживают выдвигаемое нами предположение, хотя и косвенно, но нам удалось получить и прямые доказательства. Поставленные нами опыты показали, что пыльцевые зерна ряда растений хорошо прорастают на нектаре при определенном разведении его водою. Мы проращили таким образом пыльцу *Scilla sibirica* Andr., *Ornithogalum* sp., *Bergenia crassifolia* Fritsch. Хотя сте-

пень разбавления нектара водой и не определялась нами точно, но можно было заключить, что для прорастания пыльцы требовалась определенная концентрация нектара. Так, даже в одном и том же препарате, в разных его местах, где концентрация раствора была различна, пыльцевые трубки росли различно, от массового прорастания и до полного отказа в прорастании. Последнее происходило или на неразведенном нектаре, или при слишком сильном его разведении водою (когда большая часть пыльцевых зерен лопалась). Отсюда можно сделать заключение, что определенное разведение нектара водою является обязательным условием для хорошего роста пыльцы. Вот почему так важно то, ранее подчеркнутое нами обстоятельство, что нектарники так или иначе связаны с проводящей системой, по-видимому регулирующей подачу воды и обеспечивающей концентрацию растворов, необходимую для успешного роста пыльцевых трубок.

Таким образом, мы приходим к выводу, что существенная роль нектарников, возможно даже первоначальная и основная для самого растения, состоит в обеспечении прохождения процесса оплодотворения; конечно, это не исключает предположения о возможном существенном значении нектарников для развития завязи, плода и семени (Карташова, 1965).

Если наше заключение верно, то нектарники должны быть у всех растений, включая и анемофильные. Из литературы мы убедились, что у таковых обычно нектарники действительно имеются, но толкуются специалистами-филогенетиками (см., например, Козо-Полянский, 1965) как признаки, сохранившиеся от предковых форм, первоначально опылявшихся насекомыми. Правда, у некоторых групп анемофильных растений нектарников, по-видимому, нет (таковы, в частности, злаки), но это отнюдь не значит, что у этих растений нет других приспособлений, функционально заменяющих им нектарники. Известно, например, что именно у злаков, как и у некоторых других растений, в клетках столбика накапливается большое количество крахмала, который к моменту опыления и прорастания пыльцевых трубок может быть мобилизован, возможно осахаривается и используется на их рост, так что нужда в особых вместилищах сахаров здесь отпадает.

Н. В. Первухина (1966), работающая над вопросом о первичных способах опыления в связи с проблемой филогенеза покрытосеменных, считает, что наше заключение о первичной роли нектарников как регуляторов роста пыльцевых трубок вполне вероятно и присоединяется к нему при анализе функций этих образований цветка.

М. В. Сенянинова-Корчагина (1959) также придает нектарникам более широкое значение, полагая, что они косвенно участвуют в создании определенных свойств среды пестика, в которой протекает существование мужского гаметофита покрытосеменных. Однако прямое значение для прорастания пыльцы этот автор придает только сахаристой жидкости, выделяемой рыльцем.

Конечно, вопрос, выдвигаемый данными, кратко сообщенными здесь, требует еще дальнейшей разработки. Я надеюсь, что мне удастся подкрепить и развить мои взгляды намеченным мною специальным исследованием. Однако уже теперь кажется несомненным, что нектарникам должна быть приписана более значительная роль, чем им до сих пор отводилась, и в первую очередь, как уже сказано, их прямое участие в проведении и осуществлении фундаментальнейшего акта оплодотворения, раз они являются источником веществ, регулирующих протекание этого процесса в интересах вида.

Литература

Батыгина Т. Б., О. А. Долгова и С. Н. Коробова. (1961). Поведение пыльцевых трубок при внутри- и межвидовой гибридизации. ДАН СССР, 136, 6 : 1482—1485. — Карташова Н. Н. (1965). Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. — Козо-Полянский Б. М. (1965). Курс систематики высших растений. — Навашин М. С., Е. Н. Герасимова-Навашина. (1958). Об изучении клеточных процессов на фиксированном материале. Бот. журн., 2 : 167—177. — Первухина Н. В. (1966). Об эволюции способов опыления покрытосеменных. Докл. секц. морфологии ВБО от 14 июня. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1959). О победе цветковых с позиции гелиогеофизики. — Brogniart A. (1885). Mémoire sur les glandes nectarifères de l'ovaire. Ann. Sci. Nat., 4 serie. — Schniewind-Thies J. (1897). Beiträge zur Konntnis der Septajnectarien.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 VI 1966).

УДК 581.322 : 633.11 : 546.27

Батыгина Т. Б., Е. А. Троицкая и Г. К. Алимова

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О РАЗВИТИИ МУЖСКОГО СПОРАНГИЯ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОТСУТСТВИИ БОРА

С 3 рисунками

T. B. BATYGINA, E. A. TROITZKAYA AND G. K. ALIMOVA. SOME DATA ON THE DEVELOPMENT OF THE MALE SPORANGIUM IN WHEAT IN THE ABSENCE OF BORON

При изучении содержания бора у некоторых представителей покрытосеменных растений наибольшая концентрация этого элемента обнаруживается в генеративных органах (Bertrand et Silberstein, 1938, 1940; Бобко и Церлинг, 1938; Otting, 1951). Генеративная сфера растений оказывается наиболее чувствительной к недостатку бора. При борном голодании снижается урожай растений в целом, но в большей степени снижается урожай семян. Американские исследователи (Piland a. Ireland, 1941) сообщают, что недостаток бора снижал урожай семян люцерны в 7 раз, а урожай сена только на 3%. Мидли (Midley, 1941) при внесении бора получил удвоение урожая люцерны и 35-кратное увеличение урожая семян.

Имеются многочисленные сообщения о том, что борные подкормки значительно повышают урожай плодов и семян. Такие данные получены В. В. Яковлевой (1952) и В. М. Бурдиной (1955) на клевере, С. С. Абаевой (1950), К. А. Абдуллаевой (1954), А. Х. Таги-Заде (1955) на хлопчатнике, А. Д. Смирновой (1952), В. В. Яковлевой (1955) на подсолнечнике, С. И. Асриевым (1954) на винограде, И. Д. Гамкрелидзе (1934) на горчице и др.

Высокое содержание бора в генеративных органах и снижение урожая плодов и семян при его недостатке говорят о несомненном участии этого элемента в репродукции растений. Рядом исследователей было показано, что бор необходим для формирования самих генеративных органов. Так, в опыте М. Я. Школьника, Н. А. Макаровой, М. М. Стекловой и Л. Н. Евстафьевой (1956) у ячменя, выращенного при недостатке бора, количество колосков в колосе уменьшилось в 2—3 раза. В опытах Уайтингтона (Whittington, 1957) недостаток бора уменьшал как количество цветущих головок клевера, так и количество цветков в них. В тех случаях, когда при недостатке бора цветки все же образуются, наблюдается отставание в развитии половых элементов цветка.

В литературе имеются указания на необходимость бора для нормального формирования женских генеративных органов у граната (Поволочко, 1940), у подсолнечника (Шестаков и др., 1956), у мака (Brandenburg, 1942), у кукурузы (Struckmeyer и др., 1961). Отмечается также недоразвитие и мужских генеративных органов у некоторых покрытосеменных растений (Церлинг, 1941; Schropp u. Arenz, 1938 г. — цит. по Gauch a. Dugger, 1954; Lonis, 1940 г. — цит. по Gauch u. Dugger, 1954; Struckmeyer и др., 1961).

Нередко, когда уровень бора в питательной среде снижен незначительно, формируются внешне нормальные пыльники, но в них образуется пыльца, не способная к прорастанию. По вопросу о влиянии бора на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок имеется обширная литература; она подробно освещена в статье М. Я. Школьника и Е. А. Соловьевой-Троицкой (1962). Более полный разбор литературы о роли бора в образовании генеративных органов в процессах опыления, оплодотворения и плодообразования сделан М. Я. Школьником (1955).

Однако имеющиеся данные по этим вопросам носят отрывочный характер и не дают полного представления об онтогенезе генеративных органов при недостатке бора. Совершенно неисследованным остается вопрос о том, на каком этапе развития растений при борном голодании появляются аномалии в генеративной сфере, нет точных сведений о том, на какие ткани распространяются нарушения, и не изучен характер этих нарушений.

Учитывая полное отсутствие эмбриологических исследований растений в условиях борной недостаточности, мы считали целесообразным провести анализ развития генеративных органов растений, выращенных на среде, не содержащей бора.

При выборе объекта исследований мы руководствовались следующим. В опытах с водными культурами симптомы борной недостаточности проявляются очень резко, и при этом выявляется различная потребность в боре у разных видов растений. Двудольные растения в водных культурах без бора погибают; это происходит у различных растений на разных стадиях развития, но у всех задолго до цветения.

Среди однодольных растений имеются представители, которые не погибают на безборной среде, вегетативный рост у них не прекращается, но нарушается формирование генеративной сферы, о чем можно судить по отсутствию зерен. Среди злаков наблюдается различная реакция на недостаток бора. У овса и пшеницы без бора образуются стерильные метелки и колосья (Ковалева и Школьник, 1952; Дроздов, 1956; Дроздов и Кутузов, 1960; Школьник и Соловьева-Троицкая, 1962), в наших же опытах с ячменем развитие растений, не получавших бора,

прекращалось на стадии кущения, выколашивания не происходило. По имеющимся в настоящее время данным, исключением среди злаков является кукуруза, у которой в отсутствии бора наблюдаются сильные нарушения не только генеративных, но и вегетативных органов (Школьник и Боженко, 1960).

Учитывая различия в реакции растений на недостаток бора, мы считали, что изучение влияния бора на формирование генеративной сферы должно быть проведено на злаках; мы выбрали пшеницу, микро- и макроспорогенез которой подробно изучен (Батыгина, 1962; Батыгина и др., 1963).

Методика

Объектом исследования служила пшеница *Triticum aestivum* L. (сорт 'Диамант' — n=21).

Опыты проводились в вегетационном домике в водных культурах. Тщательно отобранные по размерам и внешнему виду семена намачивались в дистиллированной воде. Набухшие семена раскладывались для прорастания на влажную фильтровальную бумагу в эмалированные кюветы. Одинаковые по размерам проростки высаживались в сосуды, содержащие 0.5 л питательного раствора, и закреплялись в марлевых крышках по 10 растений на сосуд. Через 5 дней производилось пересаживание в 2.7 л сосуды на деревянные крышки по 6 растений в сосуд. Питательной смесью служил раствор Кнопа с добавлением 0.5 мг/л марганца. Во избежание загрязнения питательной смеси бором кноповский раствор готовился из дважды перекристаллизованных солей на дистиллированной воде, внутренние поверхности стеклянных сосудов, крышки марлевые и деревянные парафинировались. К питательной смеси контрольного варианта добавлялось 0.5 мг/л бора (в виде борной кислоты), в питательный раствор опытного варианта бор не вносился. Каждый вариант опыта поставлен в 7-кратной повторности. Смена питательного раствора проводилась через 10 дней, аэрация корневой системы — ежедневно. Для эмбриологического исследования были взяты нижние цветки из колосков средней части колоса с трех растений каждого варианта опыта. Фиксации проводились ежедневно с момента заложения тычиночных бугорков до формирования зерна. В качестве фиксаторов были использованы смеси Навашина (10 : 4 : 1) и Карнуа (6 : 3 : 1). Обработка материала проводилась по общепринятой цито-эмбриологической методике. Препараты окрашивались реактивом Шиффа по Фельгену с подкраской светло-зеленым и генциан-виолетом по Ньютону с подкраской оранжем g.

Результаты

При изучении препаратов было обнаружено, что развитие микроспорангия и мужского гаметофита у растений, выращенных на питательной среде с добавлением бора (контроль), протекало в полном соответствии с обычно наблюдаемым ходом развития пыльника пшеницы, который описан нами ранее (Батыгина, 1962; Батыгина и др., 1963). Сравнительный эмбриологический анализ пыльников обоих вариантов (с бором и без бора) показал, что темпы дифференциации пыльника в опыте на среде без бора значительно ниже, чем у контрольных растений. На 26-й день у большинства растений, выращенных на среде с бором можно было обнаружить тычинки с четко выраженной тычиночной нитью. На этой стадии развития в стенке пыльника можно было видеть 3—4 клеточных слоя, окружающих спорогенную ткань. У растений же, выращенных без бора, большинство пыльников на 26-й день находилось на самых ранних этапах развития; в каждом гнезде пыльника можно было различить только протодерму и меристематическую ткань.

Кроме отставания в развитии микроспорангия, у растений, не получавших бора, обнаружены значительные нарушения развития тканей пыльника на стадии образования клеток археспория, стадии образования материнских клеток микроспор и тапетального слоя и стадии тетрад. Эти нарушения встречались как в спорогенной ткани, так и в стенке спорангия, а характер нарушений наиболее ярко был выражен на стадии формирования микроспороцитов (рис. 1, *в*, *г*, *д*) и стадии тетрад (рис. 2, *б*). Нарушения в клеточных и тканевых структурах у растений, выращенных без бора происходят на фоне общего отставания в развитии. Поэтому при изучении характера нарушений проводилось сравнение с контрольными растениями, пыльники которых находились на стадиях, соответствующих таковым в опытном варианте (рис. 1, *б*, 2, *а*). Стадии развития пыльников сравнивались по степени развития стенки пыльника в контрольном и опытном вариантах. В момент, когда у растений опытного варианта наблюдались нарушения, изображенные на рис. 1, *в*, *г*, *д*, микроспорангий контрольных растений находился на стадии одноядерной пыльцы (рис. 1, *а*). У растений же, не получавших бора, стадия одноядерной пыльцы вообще отсутствовала, так как нарушения, наблюдавшиеся на разных этапах развития, приводили к полной дегенерации гнезда пыльника. Как можно видеть из рис. 1, недостаток бора нарушает нормальное течение митозов, в результате чего образуются полиплоидные ядра, о чем можно судить по количеству хромосом (рис. 1, *в*) и по количеству ядрышек (рис. 1, *г*, *д*). В пыльниках (в зоне спорогенной ткани) с такими аномальными ядрами была отмечена также сильно вакуолизированная цитоплазма, клеточные оболочки при этом не были нами выявлены. По-видимому, происходит лизис клеточных оболочек, фрагментация ядер и, наконец, общая дегенерация цитоплазмы (рис. 1, *г*, *д*). Как видно из рис. 1, *в*, *д*, нарушения иногда ограничены только спорогенной

1941). Effect of lime and organic matter on boron fixation and availibility in soils.

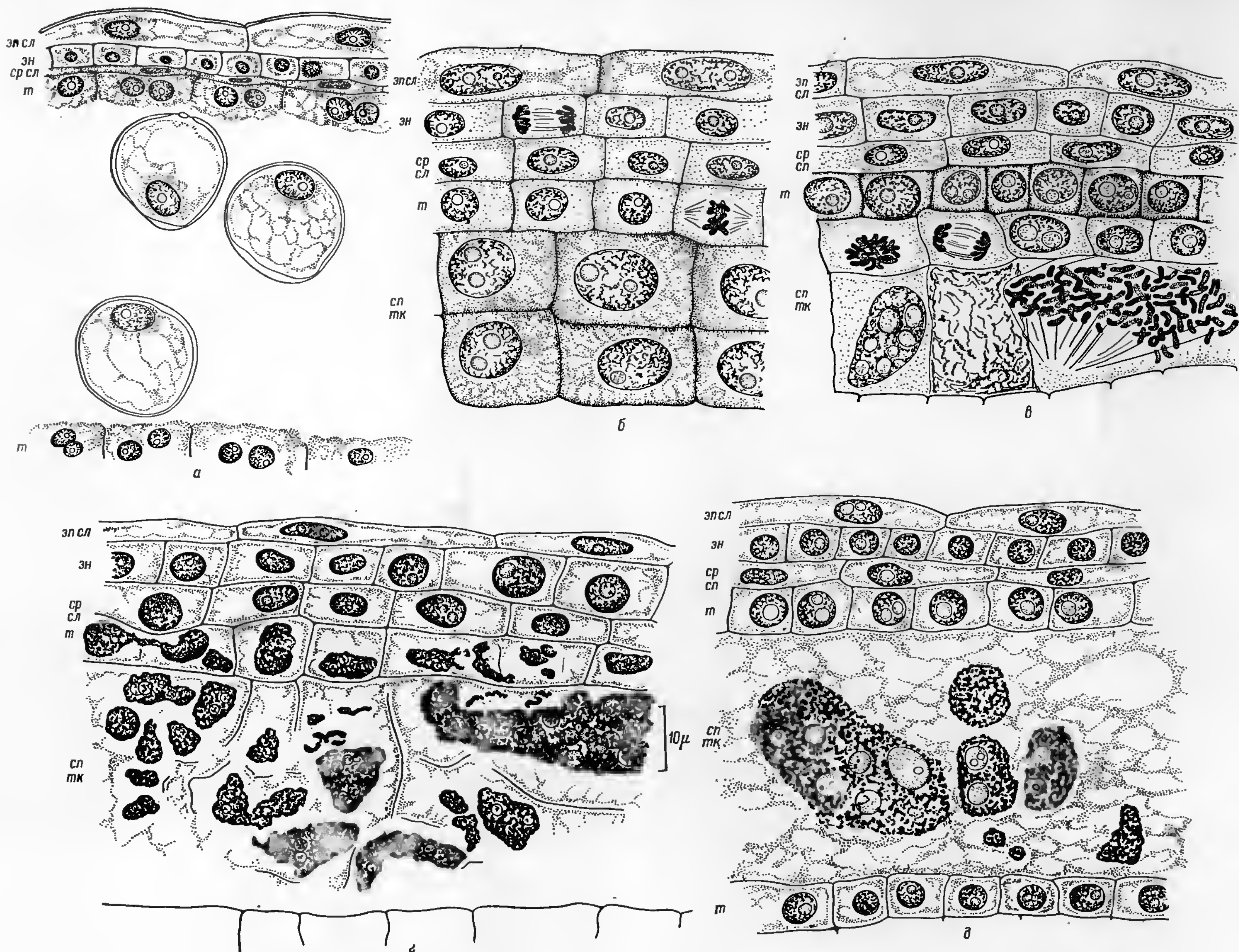


Рис. 1. Продольный срез через микроспорангий *Triticum aestivum* на стадии формирования материнских клеток микроспор и тапетального слоя.

а, б — контроль, *в, г, д* — вариант без бора. *а* — контроль (временной), *б* — контроль (по стадии развития стенки пыльника). *Эп сл* — эпидермальный слой, *эн* — эндотеций, *ср сл* — средний слой, *т* — тапетум, *сп тк* — спорогенная ткань.

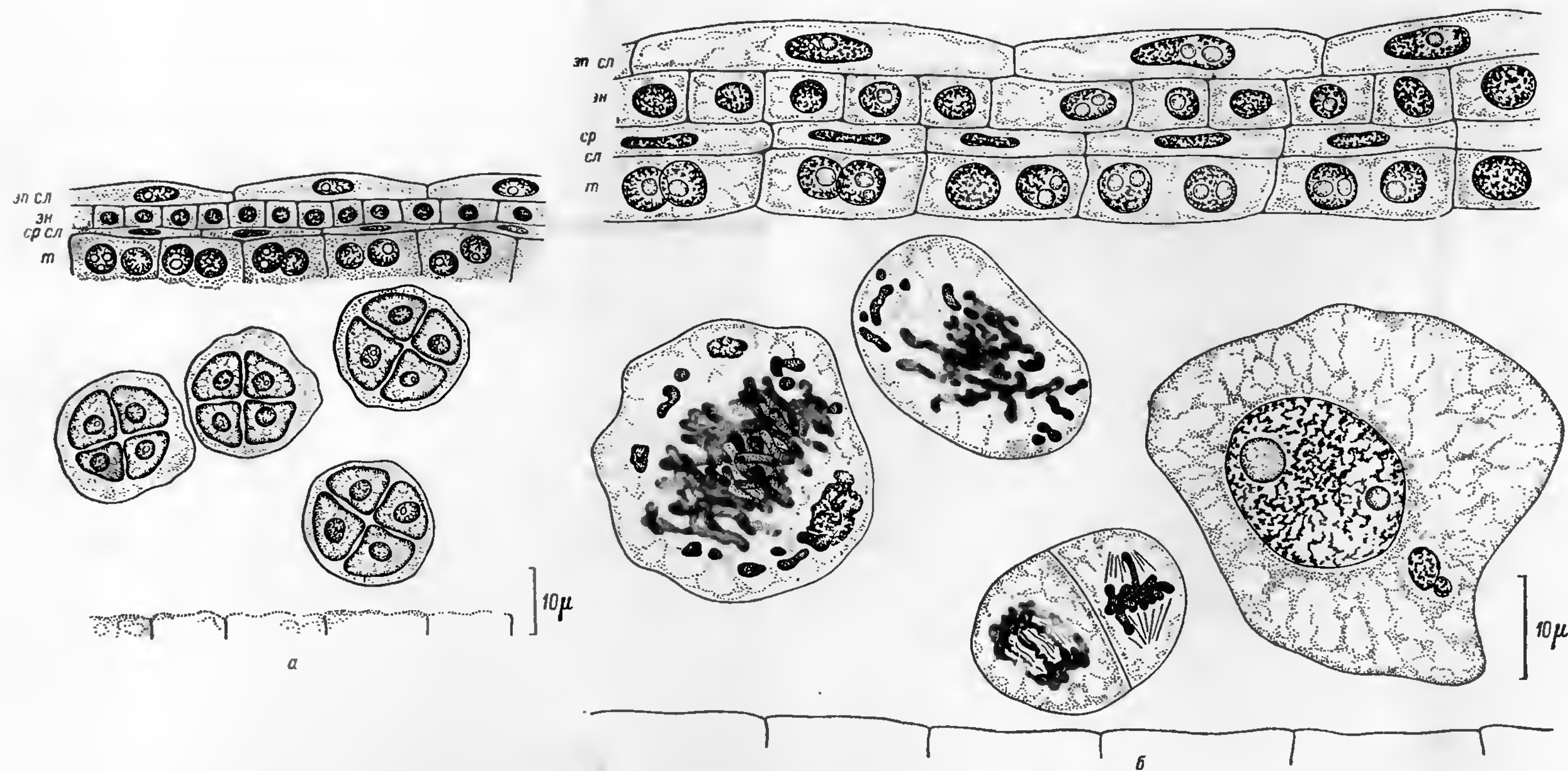


Рис. 2. Продольный срез через микроспорангий *Triticum aestivum* на стадии тетрад микроспор.

а — контроль (по стадии развития стенки пыльника), *б* — вариант без бора. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Рис. 3. Продольные срезы (*а—з*) через микроспорангий *Triticum aestivum* (общая дегенерация, схематизировано).

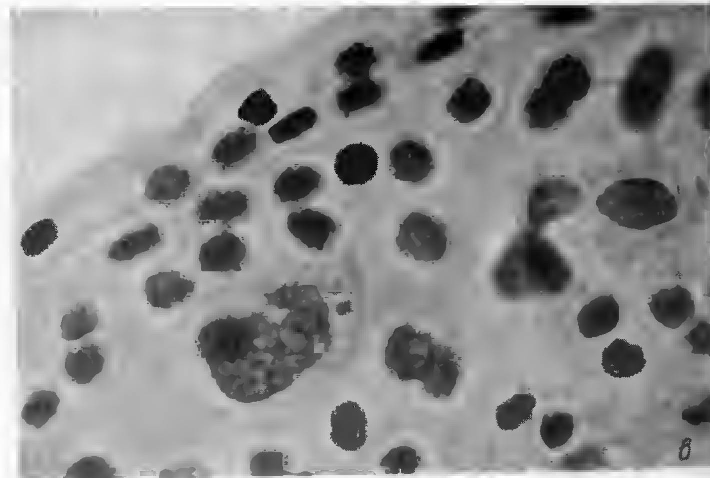
тканью и не затрагивают тапетум, иногда же распрос
генную ткань и на стенку пыльника (рис. 1, *г*). Наряду с пы
нарушения затрагивают всю спорогенную ткань (рис. 1, *г*, *д*), м
ники и с относительно нормальными участками спорогенной
роятно, в тех клетках спорогенной ткани, которые были относ
происходило редукционное деление, но почти всегда мейоз был
Нарушения мейоза проявляются в его асинхронности (н
характера мейоза в пыльниках контрольных растений), в нер
и выбросах хроматина (рис. 2, *б*). Нарушения митозов и мейоза
личных тканях пыльника, приводят к общей дегенерации все
Вследствие этого мы не наблюдали нормально развитых зрелы
выращенных без бора.

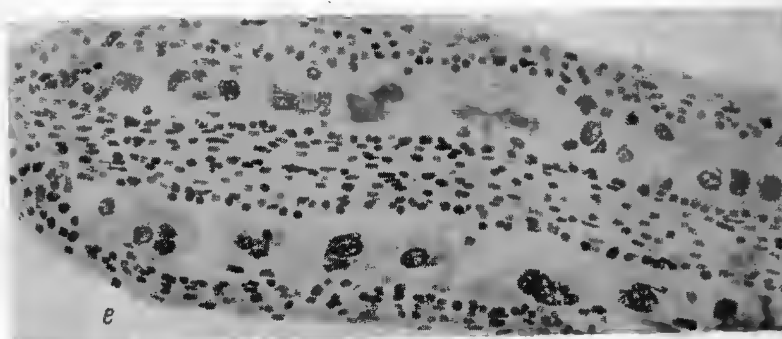
Таким образом, в условиях борной недостаточности наб
рушения в развитии тычинок. На различных стадиях микр
ными оказываются стенки пыльника и спорогенная ткань. Хар
сильно отклонен от нормы. Эти нарушения в микроспороге
вому отсутствию зрелой пыльцы, что ведет к стерильности ко
Мы не приводим результаты исследований макроспороге
ского гаметофита, изучению которых будут посвящены дал

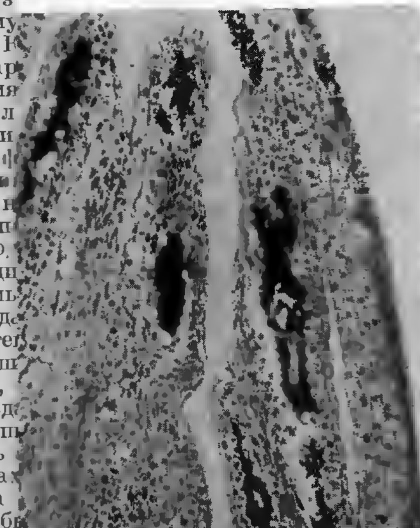
За руководство и внимание к работе авторы приносят г
М. С. Яковлеву и М. Я. Школьнику.

Литература

Абаева С. С. (1950). К вопросу о способах и сроках вв
в хлопчатник. Тр. Узб. гос. унив., нов. сер., 43 : 3—13. — А
(1954). Влияние бора и кальция на развитие и урожайность хл
хоз. Азербайджана, 10 : 40—49. — Асриев С. И. (1954).
винограда. Винод. и виноградар. СССР, 3 : 45—48. — Бат
Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у пшеницы. ДА
1208. — Батыгина Т. Б., Э. С. Терехин, Г. К. Али
лев. (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Er*
1108—1120. — Бобко Е. В. и В. В. Церлинг. (1938).
дуктивное развитие растений. Бот. журн., 1 : 3—11. — Бу
Влияние внекорневой подкормки на семенную продуктивн
диссерт. Всес. н.-и. инст. кормов. — Гамкрелидзе И.
в боре известкованных подзолов. Химиз. соц. землед., 10
(1956). Потребность в боре у пшеницы в онтогенезе. Зап. Л
79—83. — Дроздов С. Н. и А. А. Кутузов. (1960).
вой пшеницы и ячменя в онтогенезе. Научн. докл. высш.
129—131. — Ковалева Н. В. и М. Я. Школьник.
на йодвосстанавливающую активность тканей и о взаимодейс
ментами. ДАН СССР, 85, 2 : 425—428. — Поволочко
бора на урожай граната. Сов. субтропики, 4 : 57—59. — См
Влияние бора и марганца на урожайность подсолнечника. В сб.
растений и животных : 236—243. — Таги-Заде А. Х.
элементов на урожай и физиологические процессы хлопча
менты в сельском хозяйстве и медицине. Тр. Всесоюзн. со
368. — Церлинг В. В. (1941). О физиологической роли
микроэлементов : 58—67. — Шестаков А. Г., Г.
З. Д. Прянишникова. (1956). Влияние бора на р
органов у растений. В сб.: Микроэлементы в сельском хозяй
союзн. совещ. по микроэл. Рига. : 155—166. — Школьн
логической роли бора. Успехи совр. биол., 40, 2 : 211—229.
и В. П. Боженко. (1960). К вопросу о потребности зл
этого элемента в плодообразовании и его значении в азотис
СССР, сер. IV, эксперим. бот., 14 : 284—301. — Школь
карова, М. М. Стеклова и Л. Н. Евстафье
особого значения бора в формировании репродуктивных ор
плодообразовании. Физиолог. раст., 3, 3 : 191—198. — Ш
Е. А. Соловьева-Троицкая. (1962). О физиол
К вопросу о причинах особой роли бора в формировании р
плодообразовании. Бот. журн., 10 : 1414—1426. — Яко
О роли бора в углеводном обмене растений. В сб.: Микроэл
и животных : 137—149. — Яковлева В. В. (1955). К
бора в растении. Физиолог. раст., 2, 1 : 12—19. — Bertr
stein. (1938). Sur la repartition du bore dans les organes c
dus Acad. Sci., 206 : 796—799. — Bertrand G. et L.
Sur la repartition du bore dans les organes Tabac des paysa
Sci., 210 : 70—73. — Brandenburg E. (1942). Versuch
Ztschr. Pflanzenkrank u. Pflanzenschutz, 52 : 56—63. — Gauc
ger. (1954). The physiological action of boron in hig
nterpretation. Agric. Expt. Sta., Maryland a. Techn. Bull.
1941). Effect of lime and organic matter on boron fixatior







фрагментация ядер и, наконец, общая дегенерация цитоплазмы (рис. 1, *г*, *д*). Как видно из рис. 1, *в*, *д*, нарушения иногда ограничены только спорогенной

тканью и не затрагивают тапетум, иногда же распространяются на спорогенную ткань и на стенку пыльника (рис. 1, *г*). Наряду с пыльниками, в которых нарушения затрагивают всю спорогенную ткань (рис. 1, *г*, *д*), можно встретить пыльники и с относительно нормальными участками спорогенной ткани (рис. 1, *в*). Вероятно, в тех клетках спорогенной ткани, которые были относительно нормальными, происходило редукционное деление, но почти всегда мейоз был нарушен.

Нарушения мейоза проявляются в его асинхронности (на фоне симультанного характера мейоза в пыльниках контрольных растений), в нерасхождении хромосом и выбросах хроматина (рис. 2, *б*). Нарушения митозов и мейоза, происходящие в различных тканях пыльника, приводят к общей дегенерации всего пыльника (рис. 3). Вследствие этого мы не наблюдали нормально развитых зрелых тычинок у растений, выращенных без бора.

Таким образом, в условиях борной недостаточности наблюдаются сильные нарушения в развитии тычинок. На различных стадиях микроспорогенеза нарушенными оказываются стенки пыльника и спорогенная ткань. Характер митозов и мейоза сильно отклонен от нормы. Эти нарушения в микроспорогенезе приводят к полному отсутствию зрелой пыльцы, что ведет к стерильности колоса.

Мы не приводим результаты исследований макроспорогенеза и развития женского гаметофита, изучению которых будут посвящены дальнейшие исследования.

За руководство и внимание к работе авторы приносят глубокую благодарность М. С. Яковлеву и М. Я. Школьнику.

Литература

Абаева С. С. (1950). К вопросу о способах и сроках введения бора и марганца в хлопчатник. Тр. Узб. гос. унив., нов. сер., 43 : 3—13. — Абдуллаева К. А. (1954). Влияние бора и кальция на развитие и урожайность хлопчатника. Соц. сельск. хоз. Азербайджана, 10 : 40—49. — Асриев С. И. (1954). Внекорневая подкормка винограда. Винод. и виноградар. СССР, 3 : 45—48. — Батыгина Т. Б. (1962). Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у пшеницы. ДАН СССР, 142, 5 : 1205—1208. — Батыгина Т. Б., Э. С. Терехин, Г. К. Алимова и М. С. Яковлев. (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. Бот. журн., 8 : 1108—1120. — Бобко Е. В. и В. В. Церлинг. (1938). Влияние бора на репродуктивное развитие растений. Бот. журн., 1 : 3—11. — Бурдина В. М. (1955). Влияние внекорневой подкормки на семенную продуктивность клевера. Автореф. диссерт. Всес. н.-и. инст. кормов. — Гамкрелидзе И. Д. (1934). Потребность в боре известкованных подзолов. Химиз. соц. землед., 10. — Дроздов С. Н. (1956). Потребность в боре у пшеницы в онтогенезе. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 11 : 79—83. — Дроздов С. Н. и А. А. Кутузов. (1960). Потребность в боре яровой пшеницы и ячменя в онтогенезе. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1 : 129—131. — Ковалева Н. В. и М. Я. Школьник. (1952). О влиянии бора на йодвосстанавливающую активность тканей и о взаимодействии бора с другими элементами. ДАН СССР, 85, 2 : 425—428. — Поволочко П. А. (1940). О влиянии бора на урожай граната. Сов. субтропики, 4 : 57—59. — Смирнова А. Д. (1952). Влияние бора и марганца на урожайность подсолнечника. В сб.: Микроэлементы в жизни растений и животных : 236—243. — Таги-Заде А. Х. (1956). Влияние микроэлементов на урожай и физиологические процессы хлопчатника. В сб.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Тр. Всесоюзн. совещ. по микроэл. : 363—368. — Церлинг В. В. (1941). О физиологической роли бора. В сб.: Применение микроэлементов : 58—67. — Шестаков А. Г., Г. Л. Нелюбова и З. Д. Прянишникова. (1956). Влияние бора на развитие репродуктивных органов у растений. В сб.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Тр. Всесоюзн. совещ. по микроэл. Рига. : 155—166. — Школьник М. Я. (1955). О биологической роли бора. Успехи совр. биол., 40, 2 : 211—229. — Школьник М. Я. и В. П. Боженко. (1960). К вопросу о потребности злаков в боре, особой роли этого элемента в плодообразовании и его значении в азотистом обмене. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 14 : 284—301. — Школьник М. Я., Н. А. Макарова, М. М. Стеклова и Л. Н. Евстафьева. (1956). О причинах особого значения бора в формировании репродуктивных органов, оплодотворении и плодообразовании. Физиолог. раст., 3, 3 : 191—198. — Школьник М. Я. и Е. А. Соловьева-Троицкая. (1962). О физиологической роли бора. 3. К вопросу о причинах особой роли бора в формировании репродуктивных органов и плодообразовании. Бот. журн., 10 : 1414—1426. — Яковлева В. В. (1952). О роли бора в углеводном обмене растений. В сб.: Микроэлементы в жизни растений и животных : 137—149. — Яковлева В. В. (1955). К вопросу о передвижении бора в растении. Физиолог. раст., 2, 1 : 12—19. — Bertrand G. et L. Silberstein. (1938). Sur la repartition du bore dans les organes du Lis blanc. Comptes Rendus Acad. Sci., 206 : 796—799. — Bertrand G. et L. Silberstein. (1940). Sur la repartition du bore dans les organes Tabac des paysans. Comptes Rendus Acad. Sci., 210 : 70—73. — Brandenburg E. (1942). Versuche der Bormangel an Mohn. Ztschr. Pflanzenkrank u. Pflanzenschutz, 52 : 56—63. — Gauch H. G. a. W. M. I. Dugger. (1954). The physiological action of boron in higher plants : a review and nterpretation. Agric. Expt. Sta., Maryland a. Techn. Bull. A-80. — Midley A. R. 1941). Effect of lime and organic matter on boron fixation and availibility in soils.

Vt. Agr. Expt. Sta. 54-th. Ann. Rept., Bul., 475. — O t t i n g W. (1951). Borgehalt und Verteilung des Bors in verschiedenen Pflanzen. Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung und Boden Kunde, 55, 3 : 235—247. — P i l a n d J. R. a. K. F. I r e l a n d. (1941). Application of borax produces seed set in alfalfa. Journ. Am. Soc. Agron., 33 : 938—939. — S t r u c k m e y e r A., T. H e i k k i n e n a. E. C. B e r g e r. (1961). Developmental anatomy of tassel and ear shoots of corn grown with different levels of boron. Botan. Gaz., 123, 2 : 111—116. — W h i t t i n g t o n W. I. (1957). The role of boron in plant growth. I. The effect on general growth, seed production and cytological behavior. Journ. of Experim. Botany, 8, 24 : 353—367.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 VII 1965).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.15+547.963.3+581.134.4

М. Я. Школьник

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ, НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ И БЕЛКОВЫЙ СИНТЕЗ

С 1 рисунком и 3 таблицами рисунков

M. J. S H K O L N I K. MORPHOLOGICAL VARIATION IN PLANTS AS RELATED TO NUCLEIC ACIDS AND PROTEIN SYNTHESIS

В статье «Пробуждение естествознания в третьей четверти века», напечатанной в 1907 г., К. А. Тимирязев указывал, что русские ботаники в лице А. Н. Бекетова на полвека опередили западноевропейскую науку в провозглашении возможности влиять на форму растений. Вот что писал К. А. Тимирязев по этому поводу: «Его (Бекетова, — *М. Ш.*) руководство для университетских слушателей, не имевшее в свое время себе подобного в европейской литературе, в своих основных положениях опережало науку почти на полстолетия. С первых же строк его он становился на точку зрения экспериментальной морфологии, получившей общее признание только за порогом XX столетия».

На основе работ Н. Ф. Леваковского, О. В. Баранецкого, А. Ф. Баталина, Л. А. Ришави и др., проведенных в 70-х годах прошлого столетия, К. А. Тимирязев сформулировал задачи морфологии как экспериментальной науки. Н. Ф. Леваковского он назвал одним из основателей экспериментальной морфологии.

Известно, что К. А. Тимирязев мечтал поставить эволюционное учение на строго научную, экспериментальную базу. Когда появилась книга Г. Клебса «Произвольное изменение растительных форм», переводчиком которой был К. А., он узрел в ней начало проникновения ученых с помощью эксперимента в таинственную область эволюции растений и предсказал, что экспериментальная морфология достигнет расцвета в будущем. Приводя слова одного из крупнейших морфологов своего времени Гебеля «Морфология все то, что не объяснено физиологией», К. А. Тимирязев пишет: «Физиология уже начинает разоблачать тайну образования растительных форм, она понемногу пытается руководить образованием этих форм. . . Форма, несомненно, начинает признавать над собой нашу власть и подчиняться нашим экспериментальным методам. Рядом с физиологией процессов уже зачинается физиология форм; рядом с экспериментальной физиологией возникает экспериментальная морфология». Последнюю он относил к той отрасли физиологии, которая отвечает на третий и самый, как он считал, сложный вопрос — о превращении форм.

Отметим, кстати, что в вышеприведенных высказываниях Гебель не выглядит величайшим догматиком, как его в свое время назвал Б. М. Козо-Полянский.

Возлагая большие надежды на развитие экспериментальной морфологии, К. А. Тимирязев писал про это новое течение в науке: «. . .пробиваясь одинокими струйками во второй половине 19-го века, оно сольется в широкий поток уже за порогом двадцатого».

Пришел XX в., век величайших открытий в науке, однако первая половина его не оправдала надежд К. А. Тимирязева в отношении создания настоящей физиологии растительных форм, о которой он мечтал. Правда, в это время появились весьма интересные работы, в которых было показано влияние на морфологическую изменчивость различных факторов: ионизирующей радиации (Haskins a. Moore, 1935; Разин, 1959; Клыков, 1959; Gomez a. Martinez, 1963; Kaindi, Chwala a. Kirschner, 1964, и др.), ультразвуковых волн (Рыжов, 1936; Шейнкер и Эльпинер, 1957), ростовых веществ (Emberger, 1951; Chouard, 1952; Козлова, 1962; Лихолат, 1964), гиббереллинов (Закордонец, 1961, и др.), аналогов пуриновых и пиримидиновых оснований нуклеиновых кислот и аналогов аминокислот (Hotta a. Osawa, 1958; Heslop-Harrison, 1962, и др.), различной интенсивности и качества света (Матон и Рустек-Матон, 1961; Шаин и др., 1963), количества световой энергии (Chouard, 1952), переменных температур (Корякина, 1964), отрицательных температур (Кислюк, 1959), нарушенного фотопериода

(Лейсле, 1953; Новиков, 1953), избытка и недостатка некоторых микроэлементов (Сторожева, 1954; Малюга и др., 1959; Швыряева и Малашкина, 1960; Школьник и Маевская, 1960; Ковальский и Петрунина, 1964; Петрунина, 1965, и др.), арилборной кислоты (Haccius a. Massfeller, 1961; Mathan, 1965) (табл. I, *1*), колхицина (Dolores a. Carpio, 1959, и др.), высокой температуры (Wallenstein a. Albert, 1963; Murray, 1964), вирусов (Bogdansky, 1950; Bovey, 1957, и др.).

Мы не имеем возможности подробно остановиться на перечисленных работах по влиянию различных внешних факторов на морфологическую изменчивость растений.

Таблица I

1 — Влияние обработки фенилборной кислотой на форму и размер первого и второго настоящих листьев проростков томатов; нормальные растения: *слева* — первый настоящий лист контрольного и обработанного растений, *справа* — второй настоящий лист контрольного и обработанных растений; *2* — *Pulsatilla patens* (L.) Mill. с полной редукцией всего околоцветника, на его месте остались сильно опушенные небольшие выступы;

Для иллюстрации остановимся только на интересных фактах, касающихся значения минерального питания в морфологической изменчивости растений, так как они менее всего известны широким кругам ботаников благодаря тому, что были получены главным образом при изучении биогеохимических провинций, обогащенных различными микроэлементами. Мы остановимся также на фактах, добытых нашей лабораторией при изучении физиологической роли бора; показавших, к каким удивительным морфологическим изменениям может привести не только избыток, но и недостаток определенных микроэлементов.

Уже давно было известно, что избыток некоторых микроэлементов в почве может привести к морфологическим изменениям растений. Мы имеем в виду факты о так называемой галмейской флоре, распространенной вблизи цинковых залежей (галмей).

К ней относятся морфологически измененные формы *Viola tricolor* L. и *Thlaspi alpestre* L. и другие.

М. М. Сторожева (1954) обнаружила интересные морфологические изменения у ряда растений — у *Pulsatilla patens* (L.) Mill. и других в условиях никелевого рудного поля на Южном Урале.

М. М. Сторожева выявила большую изменчивость форм и окраски цветков у *Pulsatilla patens* (L.) Mill. Среди преобладающих экземпляров с широко ланцетными синими листочками околоцветника выделялись формы с белыми, голубыми и темно-фиолетовыми цветками. Встречались формы с сильно редуцированными листочками около-

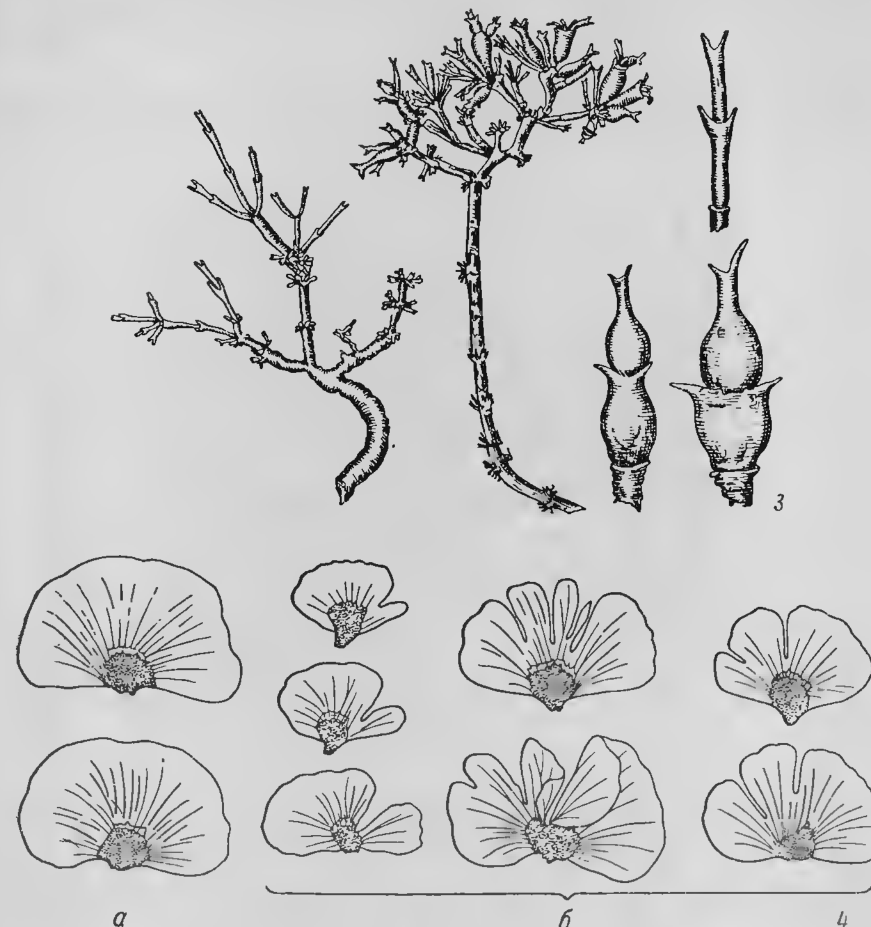


Таблица I (*продолжение*)

3 — морфологические изменения у биюргуна *Anabasis salsa* v. *depressa* под влиянием высоких концентраций бора в почве; *4* — лепестки венчика мака крупнокоробчатого: *а* — нормальные, *б* — различная степень изменчивости лепестков венчика у мака, произрастающего над полезными ископаемыми;

цветника и с полной редукцией околоцветника (табл. I, *2*). При этом редукции подвергались, по-видимому, и тычинки, и пестики, так как некоторые уродливые экземпляры не давали семян, хотя тычинки и пестики в основном оказались более устойчивыми, чем покровы цветка. Уродливые формы *Pulsatilla patens* (L.) Mill. настолько приурочены к никелевым месторождениям, что могут быть использованы как индикаторы при поисках этих месторождений. *Galatella punctata* (Waldst. et Kit.) Cass. встречается, согласно литературным данным, как с лепестками, так и без них. В этой биогеохимической провинции с избытком никеля абсолютно все найденные растения были безлепестными. То же самое отмечалось в отношении *Galatella fastigiata* Novopokr. и *Linosyris tatarica* (Less.) C. A. Mey.

Не менее интересные данные были получены А. М. Швыряевой и Н. С. Малашкиной (1960), изучавшими морфологические изменения у растений в борной биогеохимической провинции. Под влиянием избыточности бора наблюдается угнетение точек роста, в результате чего у растений появляется распластанная или плотная подушковидная форма наземной части растения. Такая распластанная форма наблюдается у прутняка *Kochia prostrata* (L.) Schrad., образующего на улекситовых и гидроборацитовых месторождениях густые, стелющиеся ветви, которые несут на себе большое коли-

чество почек, развивающихся затем в очень короткие вертикальные побеги. Образуется характерная распластанная или плотная подушковидная форма прутняка, почти не имеющая генеративных побегов.

Аналогичное явление угнетения верхушечной точки роста наблюдается также у биюргуна (*Anabasis salsa* v. *depressa* [C. A. Mey] Benth.), в результате чего получается своеобразная распластанная форма с щитовидно торчащими члениками, резко отличающаяся от нормального облика биюргуна. Одновременно изменяется и сама форма члеников. Верхушка члеников обычно засыхает и отмирает, оставшаяся же часть сильно увеличивается в диаметре, вздувается и весь членик приобретает характерную бутылкообразную форму (табл. I, *3*).

В работе описываются морфологические изменения под действием избыточности бора у терескена *Eurotia ceratoides* C. A. Mey. и признаки функциональных заболеваний целого ряда других растений: шерстистой солянки *Salsola lanata* Pall., лиственничной солянки *Salsola laricina* Pall. и других.

В результате нарушений физиологических процессов под действием избыточных количеств бора появляются хлороз и дегенерация хлоропластов. Характерной особенностью борной геохимической провинции является массовое распространение галлообразования у растений, что связано со снижением их устойчивости.

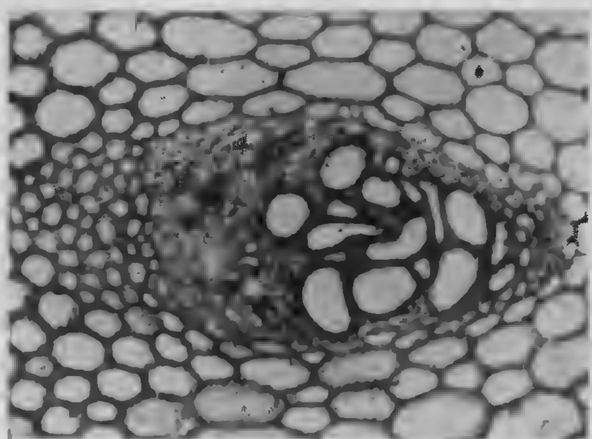


Таблица I (*продолжение*)

5 — поперечный разрез измененного проводящего пучка стебля у *Papaver macrostomum* Boiss. et Huet. при избытке свинца и цинка в почве;

Высокие концентрации бора в почвенном растворе оказывают большое влияние не только на морфологическое строение растений, но и на их анатомическую структуру. Под действием избытка бора в почвах образуются специфические клетки, не свойственные данному виду растений в нормальных условиях существования. Так, у итсегека *Anabasis aphylla* L. в сердцевине стебля в массовом количестве появляются каменистые клетки. У кермека полукустарникового *Limonium suffruticosum* (L.) Kuntze под действием высоких концентраций бора в почвах камбий образует толстостенные клетки, являющиеся видоизмененными волокнами, которые выполняют механическую функцию. У солероса *Salicornia herbacea* L. в ассимиляционной ткани появляются специфические вытянутые клетки типа водоносных трахеид со спиральными утолщениями стенок, служащих для вывода избыточного солевого раствора из растения.

Интересно отметить, что не все растения на месторождениях бора обнаруживают морфологические изменения. Некоторые растения, как например натронная солянка и кермек полукустарниковый, очень устойчивы к бору и способны произрастать даже на чистом улексите, не образуя измененных форм. Очень устойчивы также злаки, способные в условиях борной избыточности очень ненамного увеличивать содержание бора в тканях. Здесь проявляется различная приспособляемость растений к избытку определенных химических элементов, неодинаковая у разных видов, а часто и у отдельных индивидуумов.

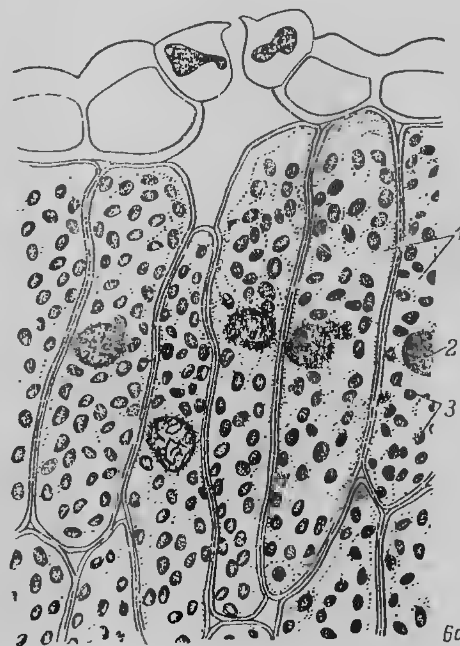
Д. П. Малюга, Н. С. Малашкина и А. И. Макарова (1959) нашли измененную форму мака *Papaver commutatum* Fisch. et Mey. Эта форма с необычно сильным развитием черной окраски на лепестках (черный крест) приурочена к выходу грунтовых вод, обогащенных медью и молибденом на Кармир-Карском участке Каджаранского месторождения Армянской ССР.

В работе Н. С. Малашкиной (1960) приводятся данные об измененной форме мака *Papaver macrostomum* Boiss. et Huet., обнаруженной в районе сел. Аткыз в Южной Армении, на почвах, обогащенных свинцом и цинком. Изменчивость проявляется в цветке. Нормальный цветок данного вида мака имеет 4 лепестка венчика с цель-

ными ровными краями. Измененные цветки мака обладают рассеченными лопастными краями венчика (табл. I, *4*). Число лопастей и степень рассеченности сильно варьируют (от однолопастных лепестков до 5—6-лопастных). Встречались и формы, у которых рассечение края лепестка доходило до основания, что приводило к увеличению числа лепестков, т. е. к появлению махровости. Вместе с тем Ал. А. Федоров (1958) к аномалиям, которые должны быть приняты во внимание и которые имеют формообразовательное значение, относит, в частности, и махровость цветка.

Крайняя степень карликовости и задержки развития была отмечена Н. С. Петруниной (1965) у *Potentilla bifurca* L., произрастающей на минерализованных почвах, где медь преобладает над никелем. Все растения изменялись до неузнаваемости, образуя плотные шарообразные подушки с массой ювенильных побегов, несущих недоразвитые листья. Ею же установлено, что в условиях исключительно высокой минерализации никеля (n10—n%) у многих растений появляется наклонность к стенофиллии, синеватому оттенку листьев, происходит частичная или полная утрата опушения, что согласуется с литературными данными о специфических «хемоморфозах» серпентинитовой флоры Европы.

Н. С. Петрунина установила прямую зависимость между содержанием никеля в почвах Южного Урала в пределах массива ультраосновных пород и численностью уродливых форм грудниц *Linosyris vilosa* (L.) DC. и *L. tatarica* (Less.) C. A. Mey. Обнаружено, что у этих растений, помимо недоразвитых цветков в корзинках, могут возникать другие аномальные явления: пролификация стебля, образование типа «спортов», резкий нанизм.



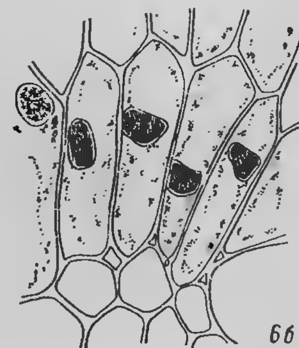


Таблица I (*продолжение*)

6 — поперечный срез листа грудницы татарской: *а* — клетки столбчатого мезофилла (*1*) имеют нормально развитое ядро (*2*) и хлоропласты (*3*), *б* — полная утрата хлоропластов и дегенерация ядра.

Н. С. Петрунина обнаружила также некоторые аномалии в анатомическом строении растений, произрастающих на почвах, обогащенных тяжелыми металлами. В результате угнетения деятельности меристем происходит сокращение числа и размеров клеток. Характерно слабое развитие проводящей системы и опорных тканей. При избытке никеля и хрома у галофитов задерживается образование вторичного утолщения стебля, и ткани осевого цилиндра состоят преимущественно из тонкостенных паренхимных клеток. У норичника Гроссгейма под влиянием высоких доз меди и молибдена сильно редуцирована протоксилема стебля. В условиях повышенного содержания свинца и цинка у измененных форм мака крупнокоробочного происходит деформация сосудов и млечников (табл. I, *5*). У карликовых форм грудницы татарской потеря крахмала сопровождается дегенерацией хлоропластов и ядер (табл. I, *6а* и *6б*) с последующим отмиранием мезофилла и флоэмы проводящих пучков листа. У галофитов, обычно содержащих различные кристаллические включения, возникают особенно крупные сростки кристаллов, которые откладываются в паренхиме коры стебля (у *Salsola ruthenica* Iljin) и местами приводят к закупорке сосудов ксилемы (*Salsola foliosa* [L.] Schrad.). Были обнаружены специфические новообразования в виде темных тел в листьях у галофитов (*Petrosimonia*, *Kochia*, *Halogeton*, *Salsola*), произрастающих при избытке хрома.

Следует еще упомянуть о работе Хацциуса (Haccius, 1956), обнаружившего срастание семядолей у *Eranthis heymalis* (L.) Salisb. под влиянием обработки семян литием. Этот факт представляет особый интерес потому, что морфогенетическому эффекту лития на животный организм посвящено большое количество работ.

В ряде наших совместных с сотрудниками нашей лаборатории работ (Школьник и Маевская, 1960; Школьник и др., 1964; Школьник и др., 1967) были обнаружены поразительные морфологические изменения у обладающего большой полиморфностью подсолнечника и у томатов, вызванные борной недостаточностью. У подсолнечника эти изменения были очень многообразны в зависимости от того, в какой период развития исключался бор: исключался ли он в течение одного года или двух лет подряд, получены ли эти изменения на материнских растениях или в потомстве, как менялись внешние факторы, в первую очередь длина дня, интенсивность освещения и температура в течение роста растений последующих поколений.

Наблюдались следующие морфологические изменения: различного рода рассеченность листьев (табл. II, *1*, *2*), полное отсутствие листовой пластинки при наличии одной только средней жилки, сильная асимметричность листьев, или наличие листовой пластинки только с одной стороны главной жилки, сросшиеся краями листья, сросшиеся листья по средней жилке с абаксиальной стороны, срастание стеблей — фасциации, появление двух листьев, имеющих общий черешок и двойное прикрепление к стеблю (табл. II, *3*), изменения в характере жилкования, нарушения в листорасположении, в том числе получение мутовок из трех или четырех листьев на всем растении (табл. II, *4*), появление листьев, напоминающих сложный лист (табл. II, *5*), появление двух листьев из одной точки (табл. II, *6*), получение кустистых форм растений из-за появления множества пазушных почек, образование на растении большого количества пазушных корзинок и т. д.

Таблица II

1 — Молодые растения подсолнечника; *слева* — на полном питательном растворе, *справа* — кратковременно лишенные бора в первые 8 дней роста, а затем с бором;

Появление этих изменений не было вызвано генетической неоднородностью материала. Изменения наблюдались также и у полученной самоопылением чистой линии этого же сорта подсолнечника в условиях борной недостаточности. Необходимо отметить, что эти изменения сохранились в массовом количестве в первом семенном поколении, а у отдельных особей и в третьем поколении (Школьник и др., 1964; Школьник и др., 1966). Мы не можем подробно остановиться на этих фактах, отметим только, что некоторые из полученных морфологических изменений, например изменение порядка листорасположения, являющегося строгим систематическим признаком, характеризующим морфологические признаки видов, родов и даже целых семейств, указывают, что полученные в наших опытах изменения выводят растения за пределы исходных таксономических единиц.

Все изложенные интересные факты о морфологической изменчивости растений, получаемые под влиянием различных внешних воздействий, обогатили наши возможности по сравнению с тем, что было во времена К. А. Тимирязева. Однако ничего принципиально нового до середины 50-х годов они не внесли, по сравнению с тем что было тогда известно, так как они не вскрыли физиологических причин этой изменчивости. Вследствие этого они не привели к созданию морфофизиологии — науки, раскрывающей физиологические механизмы, лежащие в основе морфологической изменчивости.

Таблица II (*продолжение*)

2 — два отдельных рассеченных листа подсолнечника, полученных под влиянием борной недостаточности; *3* — сросшиеся черешками листья подсолнечника; *4* — мутовчатое расположение листьев вместо супротивного у подсолнечника первого семенного поколения, выращенного из семян материнских растений, кратковременно лишенных бора в начале роста;

Предпосылки к созданию такой науки появились только в середине нашего столетия, когда началось изучение биологических процессов на молекулярном уровне. Открытие генетической функции нуклеиновых кислот привело к новым крупнейшим открытиям, в том числе к раскрытию механизма мутагенного процесса. Мутации перестали быть непознаваемыми явлениями, вызванными неизвестными причинами.

Большое значение в изучении механизма мутагенеза сыграла расшифровка структуры молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), ответственной за наследственную информацию. Выяснилось, что порядок расположения нуклеотидов, которые являются теми кирпичиками, из которых состоят гигантские молекулы нуклеиновых кислот, имеет генетический смысл, малейшие изменения в нем приводят к появлению мутаций. Было показано, что мутации, т. е. наследственные изменения, есть не что иное,

как изменение одного нуклеотида или изменение порядка расположения нуклеотидов в молекулах ДНК. Акад. В. А. Энгельгардт (1959) сравнивает управление появлением мутаций с помощью достижений биохимии по его значению с управлением термоядерными реакциями.

В самое последнее время произошло крупнейшее событие — расшифрован код, при помощи которого зашифрована заключенная в хромосомах генетическая информация, направляющая синтез молекул белка. Информация, необходимая для биосинтеза молекул белка, записана или, как говорят, закодирована на молекулах ДНК. Роль букв в этой удивительной записи играют 4 типа химических соединений, так называемых нуклеотидов.

Удалось выяснить нуклеотидный код РНК для всех 20 аминокислот, из которых состоит белковая молекула. В ДНК запечатлена информация о том, какие вещества нужно синтезировать и в каком порядке собрать их в организованную структуру,

Таблица II (*продолжение*)

5 — лист подсолнечника, напоминающий по форме сложный лист; 6 — появление двух листьев из одной точки.

чтобы клетка могла выполнить свою главную задачу — воспроизвести самое себя. От ДНК информация передается в информационную рибонуклеиновую кислоту (и-РНК), которая повторяет состав ДНК и несет информацию в рибосомы, где происходит синтез белка. Таким образом, от информационной РНК поток информации непосредственно передается синтезируемым белкам. Мутации вызываются нарушениями в передаче информации (ошибками в информации), передаваемой по цепи ДНК—РНК—белок, из-за возникающих под влиянием определенных факторов изменений в структуре ДНК. Эти нарушения ведут к синтезу измененных нуклеиновых кислот, белков и ферментов.

Известно, что нуклеиновые кислоты состоят из цепочек нуклеотидов, каждый из которых состоит из азотистого основания, остатка фосфорной кислоты и сахара — дезоксирибозы в ДНК и рибозы в РНК. В состав ДНК входят (в основном) 4 вида азотистых оснований: пурины — аденин и гуанин и пиримидины — тимин и цитозин (обозначаются соответственно как А, Г, Т и Ц). В состав РНК вместо тимина входит урацил (У). ДНК, как известно, состоит из двух полинуклеотидных нитей, соединенных водородными связями, причем А одной нити всегда связан с Т другой, а Г — с Ц. Из-за специфичности этих связей последовательность азотистых оснований в одной полинуклеотидной нити ДНК полностью определяет последовательность азотистых оснований в другой, т. е. нити ДНК комплементарны, или дополнительны друг к другу.

Как выяснилось, мутации могут быть вызваны не только химическими изменениями нуклеиновых кислот, изменением, как было выше указано, одного нуклеотида или порядка расположения нуклеотидов, но и включением в ДНК аналогов пуриновых и пиримидиновых оснований, т. е. замещением естественных пуриновых и пиримидиновых оснований на неестественные, например замещением урацила на 5-бромурацил или тиоурацил, гуанина на 8-азагуанин и т. д. можно получить мутации.

При выращивании, например, бактерий и вирусов на 5-бромурациле и 2-аминопурине 5-бромурацил внедряется в ДНК бактерий в больших количествах вместо тимина и вызывает у этих организмов появление мутаций.

В последнее время появился ряд работ, представляющих принципиальный интерес (Hotta a. Osawa, 1958; Hotta, Osawa a. Sakaki, 1959; Heslop-Harrison, 1962; Hofsten, 1964, и др.). В этих работах показано, что с помощью аналогов пуриновых и пиримидиновых оснований нуклеиновых кислот (8-азагуанина, 2-тиоурацила, 5-фторурацила) и аналогов аминокислот (5-метилтриптофана, этионина — аналога метионина, канаванина — аналога аргинина и других), способных заменить нормальные пуриновые и пиримидиновые основания в молекуле нуклеиновых кислот и нормальные аминокислоты в молекуле белка, можно получить у высших и низших растений разнообразные морфологические изменения, сходные с теми, которые получаются под влиянием борной недостаточности, под действием ионизирующей радиации и под воздействием других внешних факторов.

Известно, что аналоги пуриновых и пиримидиновых оснований ведут к снижению синтеза нуклеиновых кислот и белков, к изменению нуклеотидного состава нуклеиновых кислот, аминокислотного состава белков и ферментативных свойств последних, к синтезу модифицированных нуклеиновых кислот и белков, к подавлению роста клеток и тканей (Davern a. Bonner, 1958; Hess, 1959; Антонов и Белозерский, 1961; Антонов и др., 1962, 1964а, 1964б; Wolf, 1962; Kim a. Greulach, 1963; Shimeno a. Kinoshita, 1963; Woodstock a. Brown, 1963; Bull a. Faulkner, 1964; Шорм и Шкода, 1964; Ross, 1964 и др.).

Таблица III

1 — ненормальный по форме и по жилкованию лист *Cannabis sativa*, полученный под влиянием обработки 2-тиоурацилом;

Изменение специфики нуклеиновых кислот и белков может произойти в том случае, если аналоги оснований включаются в наиболее обмениваемую и метаболически активную фракцию РНК — информационную РНК (и-РНК). Действительно, как показали Наоно и Гро (Naono a. Gros, 1960а, 1960б), фторурацил, например, включается в РНК у *Escherichia coli* и почти мгновенно вызывает изменение свойств ферментов фосфатазы и β-галактозидазы. Это позволяет предположить, что 5-фторурацил включается в очень быстро обновляющуюся фракцию РНК, связанную с передачей информации на синтез фермента, т. е. во фракцию и-РНК.

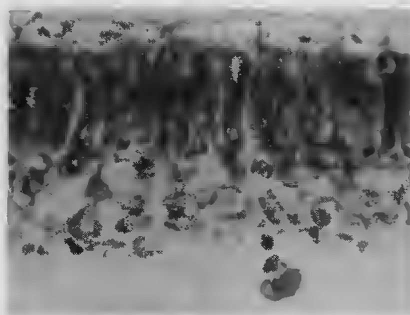
Способность аналогов оснований нуклеиновых кислот и аналогов аминокислот вызывать морфологические изменения позволяет сделать заключение, что в основе морфологической изменчивости лежат нарушения специфики нуклеиновых и белковых синтезов.

В связи с большой важностью работ по влиянию аналогов оснований нуклеиновых кислот и аналогов аминокислот — работ, по-настоящему вскрывающих механизмы, лежащие в основе морфологической изменчивости, остановимся на них подробно. Хэслоп-Харрисон (Heslop-Harrison, 1962), обработав листья конопли аналогом оснований нуклеиновых кислот — тиоурацилом, обнаружил задержку верхушечного роста, хлороз и целый ряд морфологических изменений у обработанных растений: рассеченность (табл. III, *1*) и морщинистость листьев, изменение жилкования, укороченность междоузлий, появление большого количества пазушных почек, что привело к ветвистости и нарушению в делении клеток.

Степень изменчивости листа зависела от того, в каком состоянии находился он в период обработки. Наибольшие изменения претерпевали листья, находившиеся в период обработки в состоянии зачатка. Очень интересные изменения были обнаружены также в анатомическом строении растений. В эпидермальной ткани изменений не было обнаружено, так как дифференциация эпидермиса заканчивается раньше; измененными оказались палисадная ткань и мезофилл.

Расширение клеток палисадной ткани происходит изодиаметрально и типичной палисадной ткани не образуется (табл. III, *2*). Если в контроле на каждую эпидермальную клетку приходилось 7—8 клеток этой ткани, то у обработанных тиоурацилом растений — только 1—2 клетки. В мезофильной ткани совсем отсутствовали межклетные пространства. В палисадной ткани кариокинез не сопровождается формированием клеточных оболочек, в результате чего образуются многоядерные клетки (табл. III, *5*), двух-четырех ядерные. Аналог оснований тиоурацил привел, таким образом, к значительным нарушениям дифференциации клеток.

После прекращения обработки постепенно восстанавливается рост растений, и примерно через месяц появляются нормально сформированные листья. Некоторые аномалии — такие, как морщинистость листьев и хлороз, проявляются на протяжении всего жизненного цикла у обработанных тиоурацилом растений. В растения конопли вводился меченный по углероду тиоурацил. Бо́льшая часть (76%) активности была найдена в нуклеиновых кислотах. Автор приходит к заключению, что наблюдавшиеся



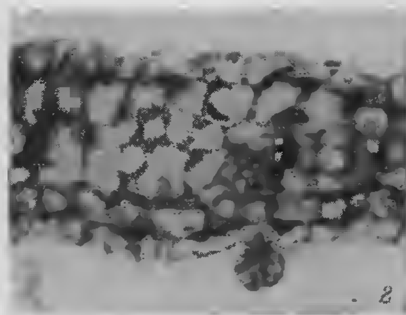


Таблица III (*продолжение*)

2 — анатомические изменения листьев конопли под действием тиоурацила: *слева* — контроль, *справа* — обработка; *3* — рассеченность листа подсолнечника, полученная под действием 8-азагуанина; *4* — нарушения в листорасположении у подсолнечника, полученные под воздействием 8-азагуанина;

морфологические и структурные изменения растений могут быть объяснены нарушениями в нуклеиновом обмене.

Еще более наглядная связь между морфологическими изменениями и нуклеиновым и белковым обменом и между этими двумя обменами показана в работе японских исследователей Хотта и Осава (Hotta a. Osawa, 1958), проведенной на заростке папоротника *Dryopteris erythrosorum* (Hook.) C. Chr. Цикл развития гаметофита представлен на рисунке (см. схему). В условиях опыта спора, помещенная в питательную среду, на 7-й день делилась, и до 7-й клеточной стадии происходило деление клеток в одном направлении — образовывалась нить (линейный рост). К 25-му дню рост, шедший в одном направлении, сменялся ростом в двух направлениях и образовывалась пластинка, что видно из приведенной схемы.

Зная, что дифференциация клеток и тканей связана с синтезом белка, авторы решили проследить за изменением содержания белка в ходе развития заростка. Содержание белкового азота мг/кг сухого вещества изображено на кривой приведенной схемы в виде сплошной линии. Характерным для этой кривой является то, что если при линейном росте происходит лишь слабое снижение содержания белка, то при переходе к росту в двух направлениях содержание белка резко возрастает.

Авторы поставили перед собой задачу искусственно изменить тип роста путем воздействия на белковый синтез. Ввиду того что переход к росту в двух направлениях характеризуется высоким содержанием белка, было интересно проследить как изменится рост, если искусственно задержать синтез белка.

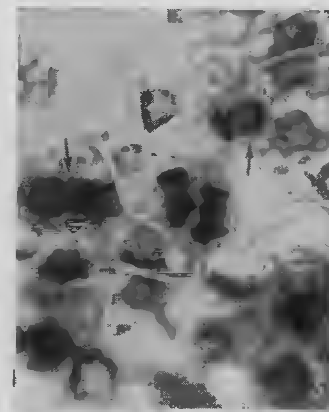


Таблица III (*продолжение*)

5 — появление многоядерных клеток под влиянием обработки растений тиоурацилом.

В питательную среду вводились этионин и метилтриптофан, аналоги аминокислот. Когда в контроле происходило резкое повышение содержания белка, сопровождавшееся переходом к двумерному росту, в опыте при добавлении аналогов аминокислот в среду уровень белка оставался прежним. И в этом случае можно было видеть длинные нити из большого количества клеток (линейный рост), двумерного роста не было, пластинка не образовывалась. Введение в среду с этионином естественной аминокислоты метионина и в среду с метилтриптофаном — триптофана полностью снимало ингибирующее действие аналогов на синтез белка и морфологическую дифференциацию и приводило к росту в двух направлениях.

Авторы решили проследить, как же отразится на морфологической дифференциации нарушение синтеза нуклеиновых кислот, играющих столь важную роль в биосинтезе белка.

В питательную среду вводился 8-азагуанин — аналог пуринового основания гуанина; 8-азагуанин способен включаться в РНК, и это приводит к синтезу измененных белков.

8-Азагуанин вводился на разных фазах развития от одноклеточной споры до зрелого гаметофита. Содержание белка при введении в среду 8-азагуанина отмечено на схеме пунктирными линиями. На фазе от споры до начала роста в двух направлениях при введении 8-азагуанина не наблюдалось изменений ни в содержании белка, ни в характере роста.

Введение же 8-азагуанина на последующих фазах развития вело к снижению содержания белка. И характерным являлось то, что при снижении содержания белка прекращался рост в двух направлениях. Если 8-азагуанин вводился перед началом роста в двух направлениях, то вплоть до 60-дневного возраста продолжался линейный рост. Если 8-азагуанин вводился, когда пластинка уже образовалась, то приостанавливалось расширение пластинки и рост в двух направлениях сменялся ростом в одном направлении.

Действие 8-азагуанина оказалось возможным снять естественным азотистым основанием — гуанином. При введении в среду гуанина содержание белка начинало возрастать и возобновлялся рост в двух направлениях, начиналось расширение пластинки. Авторы приходят к предположению, что рост в двух направлениях может происходить только при синтезе определенных белков, формирование которых нарушается введением аналогов аминокислот и пуриновых оснований.

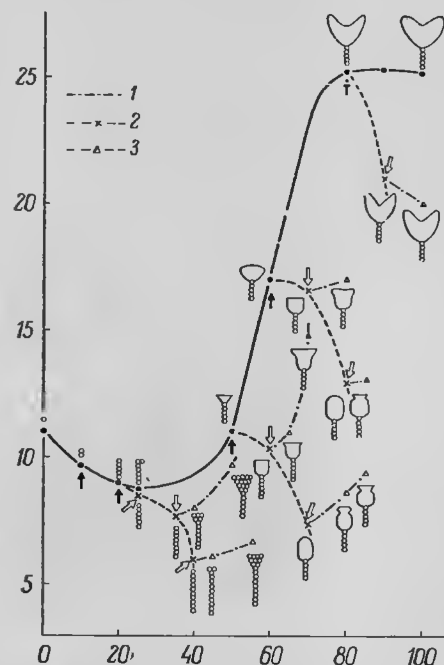
Эта необыкновенно изящная работа показывает, как можно вскрыть механизмы морфологической изменчивости, сознательно управлять ею.

В другой работе этих авторов, выполненной ими совместно с Сакаки (Hotta, Osawa a. Sakaki, 1959), были изучены изменения нуклеотидного состава РНК в связи с разными состояниями роста заростка *Dryopteris erythrosorum* (Hook.) C. Chr. Выявилось, что для линейного роста характерна РНК с величиной отношения

$$\frac{\text{гуаниловая к-та} + \text{уридиловая}}{\text{адениловая} + \text{цитидиловая к-та}} > 1,$$

т. е. РНК уридилового типа. С переходом к делениям в двух направлениях этот состав РНК изменяется, так как значительно уве-

личивается содержание цитидиловой кислоты, и РНК становится рибонуклеиновой кислотой цитидилового типа. Эта характеристика уже не меняется на всем протяжении роста делением в двух направлениях. При введении 8-азагуанина и искусственном получении линейного роста соответственно меняется и состав РНК, она становится уридилового типа, так же как и при естественном линейном росте. Причиной возврата к линейному росту при действии 8-азагуанина авторы считают угнетение синтеза РНК ц-типа, с увеличением количества которой связан переход к делениям в двух направлениях с образованием пластинки.



Схема, показывающая действие 8-азагуанина на дифференциацию и содержание белкового азота молодого проталлиума *Dryopteris erythrosorum* (Hook.) C. Chr. и противоположное действие добавления гуанина.

1 — белковый азот на мг сухого веса в контроле; *2* — белковый азот на мг сухого веса при добавлении M/125000 8-азагуанина; *3* — белковый азот при введении сначала 8-азагуанина, потом гуанина. Стрелками указаны начальные точки.

Полученные сведения дают основание считать, что аналоги пуриновых оснований и аналоги аминокислот, вступая в конкурентные отношения с естественными основаниями нуклеиновых кислот и с естественными аминокислотами, приводят к торможению синтеза нуклеиновых кислот и белков и ведут к синтезу измененных нуклеиновых кислот и белков и к другим нарушениям метаболизма клеток, а благодаря этому — к появлению морфологических изменений.

Если учесть, что белками являются все ферменты клетки и что белки через свою ферментативную активность определяют специфические реакции, происходящие в клетке и, следовательно, специфичность многих небелковых ее компонентов, и что они непосредственно определяют строение многих структурных компонентов клетки, то это дает возможность понять, что синтез измененных нуклеиновых кислот и белков, наблюдаемый под влиянием аналогов оснований, должен привести к разнообразнейшим изменениям в обмене веществ. И, действительно, хорошо, например, известно, что аналоги пуриновых и пиримидиновых оснований, ведущие к морфологическим изменениям, способны не только вмешиваться в обмен природных продуктов, близких им по строению, но могут, кроме того, косвенным путем служить помехой и для других процессов обмена веществ, в том числе и синтеза, например, компонентов клеточных стенок. Данные по этому вопросу приводятся в книге Ю. Шантрена (1963).

В последние годы возникла новая проблема — вопрос о внутриклеточной регуляции биосинтеза белков (ферментов) и нуклеиновых кислот, представляющая одну из самых актуальных проблем молекулярной биологии. Работы последних лет показали, что основную роль в регуляции внутриклеточного обмена приобретают процессы, идущие на генетическом уровне, и факторы, обусловливающие активность или подавление активности отдельных участков генетического аппарата. Хотя внутриклеточная регуляция биосинтеза белков исследуется очень интенсивно, многое еще остается неясным в изучении обратных связей, обусловленных воздействием цитоплазмы клетки па генетический аппарат в регуляции биосинтеза белков. Изучение этих вопросов может дать объяснение таким ключевым явлениям жизни, как регуляция роста и дифференцировка, гормональная регуляция обменных процессов, что в свою очередь сыграет важную роль в разработке методов направленного влияния на рост и развитие растений и животных, в том числе на морфологическую изменчивость. Хотя в настоящее время это направление начинает только развиваться и изучение молекулярных механизмов дифференцировки находится в зачаточном состоянии, перспективы его огромны.

Регуляторная и формативная активность пуриновых и пиримидиновых оснований кинетина, аминокислот и полипептидов известна сравнительно давно, однако только после появления указанных работ по влиянию аналогов оснований нуклеиновых кислот и аминокислот на морфологическую изменчивость открылись возможности для выяснения конкретных метаболических путей в осуществлении морфологических изменений. Можно считать поэтому, что эти работы заложили основы настоящей морфофизиологии — науки, дающей физиологическое объяснение самого процесса изменения растительных форм, и открыли большие возможности в изучении изменчивости видов как основы формо- и видообразования и биохимических основ эволюционного процесса. Они позволили понять причину появления морфологических изменений, не только под влиянием аналогов пуриновых и пиримидиновых оснований, или аналогов аминокислот, но и под влиянием других внешних факторов.

Становится ясным, что решающее значение в изменении формы растений под влиянием любого внешнего фактора (ионизирующей радиации, несвойственного фотопериода и др.) имеет специфика белковых синтезов, создающих ферментативный аппарат клетки. Морфологические изменения могут быть вызваны, однако, не только нарушением синтеза определенных белков, но, как предполагают некоторые исследователи (Sizer, 1953; Mathan a. Jenkins, 1960 г., 1962 г.; Mathan, 1965), и необратимой их инактивацией в результате, например, значительного активирования некоторых окислительных ферментов, а также, по-видимому, и другими причинами. Зицер обнаружил, что многие белки окисляются тирозиназой и пероксидазой через окисление тирозильных групп и что это окисление проявляется в необратимой инактивации белков. Можно себе представить, что морфологические изменения, вызванные нарушением специфики белковых синтезов, носят мутационный характер, в то время как вызванные, например, необратимой инактивацией определенных белков из-за значительного активирования некоторых окислительных ферментов носят ненаследственный характер.

Нетрудно понять, что приведенное объяснение биохимических причин, лежащих в основе морфологической изменчивости, вполне приемлемо, чтобы раскрыть, например, действие ионизирующей радиации на морфологическую изменчивость. Известно, что под влиянием радиации нарушается структура нуклеиновых кислот и происходят изменения в синтезе белков. Еще до появления работ по влиянию аналогов пуриновых и пиримидиновых оснований и аналогов аминокислот на морфологическую изменчивость можно было, зная большую чувствительность белоксинтезирующей системы к действию радиации, предположить, что в основе морфологической изменчивости, вызванной последней, лежат именно эти изменения синтеза белков. Сейчас, после появления указанных работ, не остается сомнений в правильности такого предположения.

Это объяснение дает также возможность понять причину влияния высоких температур на морфологическую изменчивость. Еще в старых работах известного генетика Меллера было установлено, что с повышением температуры число возникших мутаций сильно повышается. П. К. Шкварниковым и М. С. Навашиным (1935) в свое время было показано, что при кратковременном (в течение 25 минут) пребывании семян в термостате при высоких температурах (95°) частота хромосомных мутаций (аберраций) сильно возрастала. Сейчас мы уже хорошо знаем, что появление мутаций связано с нарушениями в нуклеиновом обмене.

Есть весьма много оснований считать, что морфологическая изменчивость, наблюдающаяся под влиянием измененного фотопериода, связана с изменениями в нуклеиновом обмене.

В последние годы появился ряд работ по развитию растений, в которых было обнаружено стимулирующее действие метаболитов нуклеинового или белкового обмена и, наоборот, угнетение развития под влиянием различных антиметаболитов — аналогов пуриновых и пиримидиновых оснований (Hess, 1959; Salisbury a. Bonner, 1960; Чайлахян и др., 1961; Бутенко и Чайлахян, 1961 г.; Herold, Berger a. Witkin, 1963). Хэсс показал, что цветение *Streptocarpus wendlandii* подавляется 2-тиоурацилом. Солсбери и Боннер установили, что процесс цветения у короткодневного дурнишника угнетается 5-фторурацилом, но это угнетение снимается обработкой растений оротовой кислотой.

Как показали М. Х. Чайлахян, Р. Г. Бутенко и И. И. Любарская, при внесении в питательную среду изолированным вегетативным почкам короткодневных растений нуклеотидов РНК они зацветали в условиях длинного дня, чего не наблюдалось у контрольных растений. При внесении в субстрат рибонуклеазы — фермента, разрушающего РНК, ослаблялось генеративное действие и усиливался вегетативный рост. Выявилось, что аналоги оснований, 5-фторурацил и тиоурацил, задерживали развитие растений, что сопровождалось гистологическими и цитохимическими отклонениями.

В свете этих данных делается понятным, почему на границе ареала или при переселении растений в новые условия, когда у растений происходят нарушения в процессах развития, мы встречаемся с таким обилием морфологических изменений.

В работах Т. Г. Тамберг (1962) и Д. А. Шаврова (1962а, 1962б) приводятся интересные данные, показывающие как сильные изменения в условиях жизни в результате перенесения в новую среду вызывают обильное появление у растений различных тератологических изменений в их структуре. Возникают разнообразнейшие расщепления и сращение органов — фасциации, риверсии и т. д., т. е. такие же изменения, какие получаются под влиянием аналогов оснований нуклеиновых кислот. Шавров пишет: «. . . эти изменения свидетельствуют о глубоком кризисе, переживаемом растениями вследствие нарушения их нормальных взаимоотношений с условиями внешней среды».

Можно предполагать, что обилие морфологических изменений у растений при перенесении их в необычные для них условия, так же как и частая встречаемость таких изменений на границе ареала, имеют своей причиной изменения в структуре ДНК и в нарушениях информации, идущей от ДНК к белку.

В ряде работ нашей лаборатории (Школьник и Соловьева, 1961; Шерстнев и Куриленок, 1962; Школьник и Косицын, 1962; Школьник и Маевская, 1962; Школьник и Соловьева-Троицкая, 1962а, 1962б; Шерстнев и Разумова, 1965) была обнаружена связь между бором и нуклеиновым обменом. Можно было предполагать, что обнаруженные в нашей лаборатории уже упомянутые факты морфологической изменчивости растений, вызванные борной недостаточностью, связаны с нарушениями в нуклеиновом обмене. Чтобы это доказать, нами совместно с Е. А. Троицкой и А. Н. Маевской

(Школьник, Троицкая и Маевская, 1965) была сделана попытка воспроизвести в присутствии бора на подсолнечнике морфологические изменения, характерные для борной недостаточности, с помощью аналога пуринового основания 8-азагуанина и нам удалось получить эти изменения (табл. III, *3*, *4*). В этих опытах удалось получить также сильное подавление роста корней, характерное для борной недостаточности. Подавление роста корней под влиянием аналога оснований — 5-бромурацила получил также Фелленберг (Fellenberg, 1965).

Эти факты дали нам возможность высказать предположение о том, что в отсутствие бора, так же как и под влиянием аналогов оснований, происходит синтез измененных нуклеиновых кислот, белков и ферментов.

Если недостаток бора действительно ведет к изменениям в синтезе указанных соединений, то возможно, что в этом повинна наблюдающаяся при этом очень высокая активность рибонуклеазы (Шерстнев и Разумова, 1965), ведущая, как известно из ряда работ, к подавлению синтеза белка, разрушению растворимой РНК, изменению в содержании различных аминокислот, прекращению включения аминокислот в белки и к нарушению в хромосомном аппарате: слипанию хромосом, резкому увеличению количества хромосомных аберраций. В нашей работе (Школьник и др., 1964) было обнаружено повышение активности рибонуклеазы у морфологически измененных листьев растений первого семенного поколения, выращенных из семян материнских растений, кратковременно лишенных бора.

Дальнейшее изучение значения бора в морфогенезе как высших, так и низших организмов является очень перспективным. Об этом, помимо наших данных, полученных на высших растениях, говорят также недавно появившиеся факты о значении бора в морфогенезе микроорганизмов (Perini a. Zamrini, 1958).

Большой интерес представляет, как показали исследования О. И. Бершовой (1965), также изучение влияния и других микроэлементов на морфологическую изменчивость микроорганизмов. Ею были обнаружены под влиянием молибдена, марганца, бора и меди изменения морфолого-культуральных и физиологических свойств актиномицетов и азотобактера.

Можно предполагать, что описанные выше случаи морфологической изменчивости, вызванной избытком определенных микроэлементов в почве, тоже связаны с нарушениями в нуклеиновом обмене и в синтезе белка. В пользу этого говорят появившиеся в последние годы сообщения о мутагенном действии марганца и меди, связанном со способностью последних реагировать с ДНК (Roberts a. Aldous, 1951). Здесь уместно вспомнить, что еще до того, как стала известна генетическая роль ДНК, в 30-х годах, когда усиленно изучалось влияние химических веществ на появление мутаций у дрозофиллы (Керкис, 1940), были обнаружены мутации под влиянием целого ряда микроэлементов: йода (Замятина и Попова, 1934; Сахаров, 1958), марганца (Науменко, 1936), меди (Магржиковская, 1936), свинца (Пономарев, 1937).

За последние 10 лет появился ряд работ, в которых была показана связь между минеральным балансом клетки и структурной целостностью хромосом. Мэзиа (Mazia, 1954) показал, что версен и цитрат, связывающие Ca и Mg, могут полностью разрушать хромосомы в среде небольшой ионной силы. Было также показано, что растения, ощущающие недостаток кальция, имели во много раз больше хромосомных аберраций, чем растения, хорошо обеспеченные этим элементом. Как показал Стеффенсен (Steffensen, 1955, 1958), недостаток Ca заметно увеличивал чувствительность хромосом к рентгеновским лучам.

Ранние работы по минеральному метаболизму оказали определенное влияние на формирование современных гипотез строения хромосом (Freese, 1958; Steffensen, 1959). И. К. Шахова (1965) в своем обзоре указывает, что на основании этих работ было предположено (еще когда этому не было прямых экспериментальных доказательств), что Ca и Mg являются составными частями хромосом и что функция этих катионов — обеспечение непрерывности хромосом по длине путем связывания отдельных молекул дезоксинуклеопротеида. Это впоследствии подтвердилось. Точно так же было предсказано (Mazia. 1954). что не только разломы хромосом, но и другие перекомбинации генов (кроссинговер и др.) будут чувствительны к ионному окружению. Это тоже было впоследствии подтверждено (Levin, 1955).

Генные мутации и разрушение хромосом могут быть индуцированы не только недостатком, но и избытком минеральных элементов. Было обнаружено мутагенное действие некоторых солей марганца и железа на *Escherichia coli*, ревертирующих из зависимой в независимую от стрептомицина форму (Demerac a. Hanson, 1951; Roberts a. Aldous, 1951). Большой интерес представляет появившаяся недавно работа (J. Moutschen-Dahmen a. M. Moutschen-Dahmen, 1963), в которой показано значение металлов в вызывании хромосомных аберраций. Авторами изучалось влияние этиленметансульфоната на хромосомные аберрации, прорастание семян и рост растений в зависимости от температуры, длительности экспозиции и действия металлов. Известно сейчас, что мутации, индуцированные этиленметансульфонатом, сходны в общем с мутациями, вызываемыми ультрафиолетовыми лучами. Оказалось, что активность этилметансульфоната повышается в присутствии меди и цинка. Опыты на бобах показали, что отсутствие этих ионов вообще не вызывает хромосомных аберраций. Растворы, содержащие медь и цинк в отсутствии этиленметансульфоната, показали некоторую активность.

Мутагенное действие ионов металлов связывают с их способностью давать комплексы с белками и нуклеиновыми кислотами (Roberts a. Aldous, 1951; Swanson, 1963; Rosen, 1964). Способность металлов давать комплексы с белками хорошо известна. В последнее время в ряде работ (Wacker a. Vallee, 1959; Loring и др., 1959; Wacker и др., 1963; Singer, 1964, и др.) было показано, что нуклеиновые кислоты и их компоненты способны давать комплексные соединения с рядом микроэлементов: хромом, железом, цинком, марганцем и другими. На растительных объектах изучен мутагенный эффект элементов комплексообразователей — меди, железа, кобальта, цинка, марганца и других (Rosen. 1964). Особенно эффективной оказалась одновременная обработка несколькими из них. При комбинации действия этих элементов с рентгеновскими лучами они усиливали действие последних.

Уокер и Вали, обнаружившие металлы в высокоочищенных препаратах нуклеиновых кислот, высказывают мнение, что металлы, возможно, принимают участие в сохранении конфигурации молекулы РНК, в стабилизации структуры нуклеиновых кислот и что они, возможно, функционально связаны с синтезом белка или передачей генетической информации. Специфическое комплексирование между белком и нуклеиновой кислотой, согласно их предположению, зависит от ионов металлов. Многие из высказанных ими предположений нашли в дальнейшем экспериментальное подтверждение, о чем сообщается в нашей работе (Школьник, 1963). Возможно, что многие микроэлементы подобно кальцию и магнию являются структурными элементами хромосом и связывают между собой нуклеопротеиновые частицы или ДНК и белок. Интересно в связи с этим отметить, что в работе Свэнсона (Swanson, 1963) было обнаружено, что железо быстро захватывается ядром и концентрируется в нем в большом количестве, если этому предшествовал его недостаток в среде.

И. К. Шахова совершенно правильно (1965) считает, что, возможно, действие металлов осуществляется через энзиматическую активность, поскольку микроэлементы в комплексе с белками представляют ряд ферментных систем в организме, и поэтому в их отсутствии может нарушаться деятельность ферментов, участвующих в синтезе различных компонентов хромосом.

Приведенные данные, показавшие, что в основе морфологической изменчивости, по-видимому, лежит синтез измененных нуклеиновых кислот, белков и ферментов, дает возможность сейчас подойти к объяснению очень интересных, хорошо известных ботаникам фактов о морфологических изменениях у растений, вызванных вирусами (Рыжков, 1941, 1964, и др.; Bogdansky, 1950; Bovey, 1957, и др.), укусами насекомых, грибными заболеваниями.

Как известно, в зараженной вирусами клетке прекращается синтез собственных нуклеиновых кислот и белков и все происходящие в ней процессы переключаются на синтез специфических вирусных белков и нуклеиновых кислот. Есть основание поэтому считать, что блокирование вирусами важнейших звеньев синтеза нуклеиновых кислот самой клетки и переключение процессов на синтез неестественных — чужеродных для растения-хозяина нуклеиновых кислот и белков и ведут к появлению морфологических изменений. В цитированной уже работе Хотта и Осава (1958) было убедительно показано, как синтез модифицированных белков, происходящий под влиянием аналогов оснований, вызывает морфологические изменения.

Точно так же известны морфологические изменения, вызванные укусами насекомых. Л. И. Савич-Любицкая считает, например, что тератологические изменения у лишайников также могут быть вызваны насекомыми. В связи с этим представляет интерес недавно появившаяся работа чехословацкого ученого Войтека Барроша (1964) о новых видах вирусов, передаваемых комарами. Он показал, что комар Aedes vetaus Mgn. — биологический переносчик вируса тяныня — нового вируса, до сих пор неизвестного в Европе. Некоторые другие насекомые, по всей вероятности, тоже могут быть переносчиками вируса в растения, в результате чего и наблюдаются морфологические изменения. Не исключена возможность, что при укусах насекомых растению передаются несвойственные для него нуклеиновые кислоты и ферменты самих насекомых, что тоже может привести к морфологическим изменениям.

Приводятся также факты (Bogdansky, 1950; Федоров, 1958) о тератологических изменениях растений, связанных, возможно, с грибными заболеваниями. Эти изменения тоже могут быть результатом внедрения в тело хозяина чужеродных нуклеиновых кислот и белков.

В свете приведенных нами сведений о причинах морфологической изменчивости растений делаются понятными многочисленные факты, накопленные в области тератологии, подытоженные в двух интересных работах А. А. Федорова (1957, 1958). Все эти изменения вызваны, как можно предполагать, влиянием внешних условий на изменение структуры ДНК и нарушениями в синтезе белка, так как они во многом сходны с теми, которые получаются под влиянием ионизирующей радиации, различных температурных и световых воздействий, аналогов оснований, нуклеиновых кислот, борной недостаточности и т. д. А. А. Федоров разделяет точку зрения автора общеизвестной сводки по тератологии Пенци Г. А., полагавшего, что «какими бы странными аномалии ни казались, они следуют тем же морфологическим требованиям, которые обусловливают форму нормальных образований». Новые данные, приведенные в статьях Федорова, подтверждают это положение, и он совершенно правильно подчеркивает важность тератологии для познавания изменчивости и для решения ряда вопросов филогении растений. Известно, что еще Ч. Дарвин указывал на то, что между признаками нормальной изменчивости растений и аномалиями по существу нет принципиальных различий.

Разработка экспериментальной тератологии, как нам представляется, должна идти в значительной степени по линии изучения влияния различных внешних факторов, приводящих к морфологической изменчивости, путем изменения нуклеинового обмена и синтеза белка.

П. М. Жуковский считает, что эволюция культурных растений в значительной степени связана с закреплением тератологических изменений. В «Происхождении культурных растений» В. Л. Комаров главное внимание уделяет процессам формообразования у культурных растений. Ссылаясь на это, А. А. Федоров указывает, что причину формообразования у культурных видов можно документально установить, а становление вида «у дикой флоры» — только догадками, так как нет возможности проверить наши предположения, ибо процесс видообразования (за редким исключением), а также весь ход филогенеза протекают не на глазах у человека, а в геологическом масштабе. Для того времени, когда писалась работа А. А. Федорова, эти рассуждения были абсолютно верными; сейчас достижения в области молекулярной биологии дают основание оптимистически смотреть на возможность выяснения причин формо- и видообразования и у представителей дикой флоры.

В заключение необходимо сказать, что эволюционная систематика будущего — это несомненно в большой степени биохимическая систематика. Вопрос о связи химического состава и биохимических особенностей организмов с их систематическим положением, происхождением и эволюцией уже давно привлекает большое внимание биологов. В настоящее время появляются весьма интересные работы по изучению состава структуры нуклеиновых кислот отдельных видов растений, в которых приводятся данные, представляющие значительный интерес для эволюционной систематики (Белозерский, 1961, 1964; Белозерский и Спирин, 1960; Саренков, 1962 г.; Пиневич и Никифорова, 1964; Ванюшин и др., 1964; Зайцева и др., 1964, и т. д.).

Выяснение видовой специфики растений пойдет в большой степени по линии изучения состава и структурной специфики нуклеиновых кислот и структурной и функциональной специфики белков отдельных видов. Хотя это в основном дело будущего, однако уже современные методы выделения и структурного анализа белков позволяют сравнить строение белков, выделенных из самых разнообразных биологических объектов, т. е. из разных видов и разновидностей. Привлечение этих методов для решения задач систематики растений сделает настоящую революцию в систематике и поставит эволюционное учение, исследования в области филогении, на строго экспериментальную почву. Эти возможности будут все более и более увеличиваться по мере того, как науке удастся добиться идентифицирования многочисленных индивидуальных белков, раскрытия их первичной структуры. В настоящее время полное сравнение первичной структуры белков возможно только для небольшого числа белков и полипептидов, структура которых полностью расшифрована.

В очень интересной книге К. Анфинсена (1962) приводится много данных и соображений о том, каким образом можно использовать результаты исследований на молекулярном уровне, поразительные достижения биологии и химии последнего времени для конкретизации механизмов, участвующих в эволюционном процессе.

К. Анфинсен по этому поводу говорит следующее: «Выяснение принципов, лежащих в основе видоспецифичной изменчивости молекулярных структур, и влияние этой изменчивости на видовые признаки связаны с выяснением процесса перевода информации, заключенной в генетических структурах клетки, на химический язык ферментов, регулирующих жизненные процессы. Подобные рассуждения стали возможными только в наши дни в результате огромных успехов, достигнутых в последние годы в области молекулярной биологии, генетической теории и генетических методов исследования».

Приведенные данные показывают большую перспективность применения достижений молекулярной биохимии в раскрытии механизмов образования растительных форм. Это только начало великого процесса раскрытия тайн формо- и видообразования. Перефразируя слова Гебеля, которые были приведены в начале статьи, «Морфология все то, что не объяснено физиологией», можно сказать «Морфология все то, что в будущем полностью будет объяснено физиологией и биохимией».

Литература

Антонов А. С. и А. И. Белозерский. (1961). Сравнительное изучение нуклеотидного состава дезоксирибонуклеиновых кислот некоторых позвоночных и беспозвоночных животных. ДАН СССР, 138, 5 : 1216. — Антонов А. С., Н. Ф. Лайкова, П. В. Иванова, С. П. Григорьева и А. Н. Белозерский. (1964а). Изменение в аминокислотном составе фиброина шелка Bombis mori L., индуцируемое аналогами азотистых оснований ДНК и РНК. ДАН СССР, 155, 5 : 1201. — Антонов А. С., Н. Л. Люцканов и А. Н. Белозерский. (1964б). Об изменении аминокислотного состава тотального белка у *Bacillus subtilis* T. при выращивании на среде с 5-бромурацилом, аналогом тимина. ДАН СССР, 155, 4 : 944—946. — Антонов А. С., О. О. Фавороваи А. Н. Белозерский. (1962). О некоторых особенностях нуклеотидного состава дезоксирибонуклеиновых кислот животных и высших растений. ДАН СССР, 147, 6 : 1480. — Анфинсен К. (1962). Молекулярные основы эволюции. — Баталин А. Ф. (1872). О влиянии света на образование формы растения. Диссерт., СПб. — Белозерский А. Н. (1961). Видовая специфичность нуклеиновых кислот. 5-й Междунар. биохим. конгресс, Москва. Тр. III симпоз. по эволюц. биохим. — Белозерский А. Н. (1964). Состав нуклеиновых кислот и эволюционная систематика. В сб.: Молекулярная биология : 5—13. — Белозерский А. Н. и А. С. Спирин. (1960). Состав нуклеиновых кислот и систематика. ИАН СССР, сер. биолог., 1 : 64—81. — Белоконский И. и Г. Русев. (1959). Значение окислительных процессов для ранних лучевых реакций. Биофизика, 4, 2 : 204. — Бершова О. И. (1965). Влияние микроэлементов на микроорганизмы ризосферы сельскохозяйственных растений. Автореф. докт. диссерт. Киев. — Бреслер С. Е. (1963). Введение в молекулярную биологию. — Бутенко Р. Г. (1964). Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. — Ванюшин Б. Ф., Н. А. Кокурина и А. Н. Белозерский. (1964). Состав ДНК и некоторые вопросы эволюции фотосинтезирующих бактерий. ДАН СССР, 158, 2 : 722. — Виноградов А. П. (1965). Микроэлементы и задачи науки (об уровнях содержания микроэлементов в растениях в связи с их систематическим положением). Агрохимия, 8 : 20—31. — Евреинова Т. Н., С. В. Маслова, Т. М. Ермохина, Т. П. Сизова. (1960). Влияние температуры на нуклеиновые кислоты *Aspergillus fumigatus*. Микробиология, 29, 4 : 516. — Жуковский П. М. (1950). Культурные растения и их сородичи. — Зайцева Г. Н., Бан Тин-Чжао, А. П. Калюжная и А. Н. Белозерский. (1964). Видовая специфичность растворимых рибонуклеиновых кислот и аминоацил — РНК—синтетаз. Биохимия, 29, 6 : 1150—1158. — Закордонец А. У. (1961). Про зміни морфологічних ознак листя деяких рослин викликані дією гібереліну. Укр. Бот. журн., 18 : 14—18. — Замятина Н. Д. и О. Т. Попова. (1934). Влияние йода на появление мутаций у Drosophyla melanogaster. Биолог. журн., 3. — Керкис Ю. Я. (1940). Физиологические изменения в клетке как причина мутационного процесса. Усп. совр. биолог., 12, 1 : 143—159. — Кислюк М. М. (1959). Изменчивость овса под воздействием отрицательных температур. Агробиология, 4 : 512—518. — Клыков В. Н. (1959). Об изменчивости льна под влиянием ядерных излучений. В сб.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов, 2 : 572—578. — Ковальский В. В. и Н. С. Петрунина. (1964). Геохимическая экология и эволюционная изменчивость растений. ДАН СССР, 159, 5 : 1175—1178. — Козлова Н. А. (1962). Влияние биологически активных веществ на морфогенез некоторых растений. Тр. БИН, сер. 7, 5 : 225—236. — Конарев В. Г. (1959). Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. — Корякина В. Ф. (1964). Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. — Крюкова Л. М. (1965). Образование аномальных метаболитов в облученных организмах. Усп. совр. биолог., 60, 1 (4) : 62—75. — Леваковский Н. (1873). К вопросу о влиянии среды на форму растений. — Лейсле Ф. Ф. (1953). Морфологические изменения растений, вызываемые нарушением условий в конце световой стадии. Тр. БИН, сер. 4. Эксперим. бот., 9 : 7—62. — Лихолат Т. В. (1964). Некоторые морфологические и физиологические изменения, происходящие в растениях под влиянием 2—4 Д. Бюлл. Главн. бот. сада, 54 : 81. — Магржиковская К. Б. (1936). Влияние $CuSO_4$ на мутационный процесс у Drosophyla melanogaster. Бюлл. эксп. биолог. и медиц., 2. — Малашкина Н. С. (1960). Об измененной форме мака крупнокоробочкового в районе биогеохимической провинции, обогащенной свинцом и цинком. Тр. Биогеохим. лабор., 11 : 224 — 226. — Малюга Д. П., Н. С. Малашкина и А. И. Макарова. (1959). Биогеохимические исследования в Каджаране, Армянская ССР. Геохимия, 5 : 423—431. — Матон К. Ш. и Э. Рустек-Матон. (1961). Тератогенез. Продолжительность фотопериода и качество света. В сб.: Морфогенез растений : 286—292. — Науменко В. А. (1936). О влиянии марганцевокислого калия на возникновение летальных мутаций у Drosophyla melanogaster. Бюлл. эксп. биолог. и медиц., 1. — Новиков В. А. (1953). Некоторые особенности стадийного развития растений и образование новых форм у хлебных злаков. ИАН СССР, сер. биолог., 4 : 28—51. — Новиков В. А. (1956). Третья и четвертая стадии развития растений. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 11, 5—13. — Петрунина Н. С. (1965). Экология растений в районах с естественным обогащением почв тяжелыми металлами. Автореф. кандид. диссерт., М. — Пиневич В. В. и Л. Д. Никифорова. (1964). Некоторые данные по нуклеотидному составу и содержанию ДНК и РНК у некоторых протококковых водорослей. Вестн. ЛГУ, 15 : 97—104. — Разин Н. С. (1959). Об изменчивости красного клевера под влиянием ядерных излучений. В сб.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов, 2. — Рыжков В. Л. (1936). Ультразвук и морфология растений. Сб., посв. памяти К. А. Тимирязева. — Рыжков В. Л. (1941). Изменение цветка с точки зрения механики развития. Бот. журн. СССР, 2, 3. — Рыжков В. Л. (1964). О деформации цветка при вирусных заболеваниях петунии и некоторых других растений. Бот. журн., 7. — Сахаров В. В. (1938). Специфичность действия мутационных факторов. Биолог. журн., 7. — Сторожева М. М. (1954). Тератологические изменения у анемоны *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в условиях никелевого рудникового поля. Тр. биогеохим. лабор., 10. — Тамберг Т. Г. (1962). Некоторые особенности развития гладиолусов в условиях Крайнего Севера. В сб.: Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской обл. : 61—66. — Тимирязев К. А. (1939). Сочинения, 8. — Федоров Ал. А. (1957). Проблема вида в ботанике. Бот. журн., 1 : 213—292. — Федоров Ал. А. (1958). Тератология и формообразование у растений. 10-е Комаровское чтение. — Чайлахян М. Х., Р. Г. Бутенко и И. И. Любарская. (1961). Влияние производных нуклеинового обмена на рост и цветение периллы краснолистной. Физиолог. раст., 1 : 101—113. — Шавров Л. А. (1962а). Тератологические изменения у переселенных в Хибинские горы растений. В сб.: Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской области : 28—35. — Шавров Л. А. (1962б). Индивидуальная изменчивость растений под влиянием интродукции. В сб.: Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской области : 23—28.—

Шаин С. С. (1961). Приспособление растений при их выращивании к условиям солнечного освещения. В сб.: Морфогенез, 1. — Шаин С. С., П. И. Богданова и др. (1963). Свет и развитие растений. — Шантрен Ю. (1963). Биосинтез белка. — Шахова И. К. (1965). Возникновение мутаций и обмен веществ. Усп. соврем. биолог., 60, 1 (4) : 76—89. — Швыряева А. М. и Н. С. Малашкина. (1960). Морфологические изменения и заболевания растений в борной биогеохимической провинции. Тр. Биогеохим. лаб., 11. — Шейнкер А. П. и И. Е. Эльпинер. (1957). Изменчивость B. perfusis, вызванная ультрафиолетовыми волнами. Биофизика, 2, 3 : 354—357. — Шерстнев Е. А. и Г. В. Куриленок. (1962). Влияние бора на включение аденина C^{14} в рибонуклеиновую кислоту листьев и корней подсолнечника. ДАН СССР, 142, 5. — (Шерстнев Е. А. и М. В. Разумова) Scherstnev E. A. a. M. V. Razumova. (1965). The effect of boron deficiency on the ribonuclease activity in young leaves of sunflower plants. Agrochim., 9, 4. — Шкварников П. К. и М. С. Навашин. (1935). Об ускорении мутационного процесса в покоящихся семенах под влиянием повышенной температуры. Биолог. журн., 4. — Школьник М. Я. (1963). Значение микроэлементов в жизни растений и земледелии Советского Союза. — Школьник М. Я. и А. В. Косицын. (1962). Влияние бора на скорость включения P^{32} в нуклеиновые кислоты подсолнечника. ДАН СССР, 144, 3 : 662—664. — Школьник М. Я. и А. Н. Маевская. (1960). Морфологическая изменчивость растений под влиянием борной недостаточности. Бот. журн., 6. — Школьник М. Я. и А. Н. Маевская. (1962). Значение бора в нуклеиновом обмене. Физиолог. раст., 9, 3. — Школьник М. Я., А. Н. Маевская, В. П. Боженко и Х. А. Алексеева. (1964). Морфологическая изменчивость растений, вызванная борной недостаточностью. Бот. журн., 11 : 1584. — Школьник М. Я. и Е. А. Соловьева. (1961). О физиологической роли бора. I. Устранение борной недостаточности нуклеиновой кислотой. Бот. журн., 2. — Школьник М. Я. и Е. А. Соловьева-Троицкая. (1962а). О физиологической роли бора. 2. Значение температурного фактора в устранении борной недостаточности нуклеиновой кислотой. Бот. журн., 5. — Школьник М. Я. и Е. А. Соловьева-Троицкая. (1962б). О физиологической роли бора. 3. О причинах особой роли бора в формировании репродуктивных органов. Бот. журн., 10. — Школьник М. Я., Е. А. Троицкая и Н. И. Инге-Вечтомова. (1967). О морфологической изменчивости растений, вызванной борной недостаточностью и об условиях, способствующих ее сохранению в потомстве. Бот. журн., в печ. — Школьник М. Я., Е. А. Троицкая и А. Н. Маевская. (1965). О воспроизведении с помощью 8-азагуанина морфологических изменений, характерных для борной недостаточности. Физиол. раст., 4. — Шорм С. и Я. Шкода. (1964). Новые данные об ингибиторных свойствах азапиримидинов. В сб.: Молекулярная биология, к 70-летию Энгельгардта : 147—156. — Энгельгардт В. А. (1959). Некоторые вопросы современной биохимии. — Bogdansky C. (1950). Teratogenie et teratologie experimentales chez végétaux. L'Année Biologique, 3, 26 : 11. — Bovey R. (1957). Une anomalie des fleurs du trifle causée par un virus transmis par des cicadalles. Rev. romande agric. vitic. et arboric., 13, 12 : 106—108. — Breil D. A. a. E. L. Davis. (1964). Morphogenetic effect of aminotiazole on developing leaves of *Lycopersicum esculentum* Mill. Phyton, 21, 2 : 197—201. — Brown J. M. (1962). Effect of thymidine analogues on reproductive morphogenesis in *Arabidopsis thaliana*. Nature, 196 : 51. — Bull A. T. a. B. M. Faulkner. (1964). Physiological and genetic effects of 8-azaguanine on *Aspergillus nudulans*. Nature, 208, 4944 : 76. — Davern C. J. a. J. Bonner. (1958). The influence of 5-fluorouracil on tobacco mosaic virus production in tobacco leaf discs. Biochem. et Biophys. Acta, 29 : 205. — Demerac N. a. J. Hanson. (1951). Cold Spring Sympos. Quant. Biol., 16 : 215. — Dolores M. y A. Carpio. (1959). Variaciones florales Hereditarias en «Digitalis Thapsi» obtenidas por medio de colchicina. Genet. Iberica, 11, 3—4 : 1. — Chouard P. (1952). Morphogenese, teratogenese et evolution. L'Année Biologique, 3, 28 : 7—8. — Chouard P. (1953). Introduction a la connaissance des mechanismes de la teratogenese chez les plantes. Rev. pathol. gen. et comparée. — Dutta T. R. a. W. J. McIlrath. (1964). Effects of boron on growth and lignification in sunflower tissue and organ cultures. Bot. Gaz., 125, 2 : 89—96. — Emberger L. (1951). L'origine de la fleur. Experientia, VII, 5 : 161—200. — Fellenberg G. (1965). Hemmung der Wurzelbildung an etiolierten Erbsenepikotylen durch Bromuracil und Histon. Planta, 64, 3 : 287—290. — Freese E. (1958). The arrangement of DNA in the chromosome. Cold Spring Habor Symp. Quant. Biol., 23 : 13. — Goebel K. Einleitung in die Experimentelle Morphologie der Pflanzen. — Gomez C. C. y M. Martinez. (1963). Algunos aspectos morphologicos y fisiologocos en la radiation. Cronica del girasol, 3 : 16. — Haccius B. (1956). Influencing the morphogenesis of plant embryos with lithium ions. Būl. Deut. Botan. Gesel., 69 : 87. — Haccius B. u. D. Massfeller. (1961). Untersuchungen zur biologischen Aktivität der Phenylborsäure. Planta, 56 : 174. — Haskins C. P. a. C. W. Moore. (1935). Growth modification in citrus seedlings grown from X-rayed seed. Plant Physiol., 10 : 179—185. — Herold M., C. Berger a. E. Witkin. (1963). The effect of nucleic acid antimetabolites on the development of *Xanthium texanum* var. *drummondii* Broterici. Cienc. Nature, 32, 3—4 : 219. — Heslop-Harrison J. (1960). Suppressive effects of 2-thiouracil on differentiation and flowering in *Cannabis sativa*. Science, 132, 3444 : 1943. — Heslop-Harrison J. (1962). Effect of 2-thiouracil on cell differentiation and leaf morphogenesis in *Cannabis*

sativa. Annals of Botany, new series, 26, 103 : 387. — Heslop-Harrison J. (1957). Studies of flowering plant, growth and organogenesis. I. Morphogenetic effects of 2, 3, 5-triiodobenzoic acid on *Cannabis sativa*. Proc. Roy. Soc. Edinburg, 66 : 409—423. — Hess D. (1959). Die selektive Blockierung eines an der Blühinduktion beteiligten ribosennucleinsäueeiweiss Systems durch 2-thiouracil. Planta, 54 : 74. — Hofsten A. (1964). The effect of fluorodeoxyuridine and desoxyadenosine on growth and morphogenesis of *Ophiostoma mulianuulatum*. Physiol. Plant., 17, 1 : 177—185. — Horgan V., J. Philpot. (1954). Brit. Journ. Radiol., 27. — Hotta J. a. S. Osava. (1958). Control of differentiation in the fern gametophyte by amino analogues and 8-azaguanine. Exptl. Cell Research, 15 : 85—94. — Hotta J., S. Osava a. T. Sakaki. (1959). Ribonucleic acid differentiation of the gametophyte of a polypodiaceous fern. Develop. Biol., 1 : 65. — Kaindi K., Ch. Chwala, R. Kirschner. (1964). Influence of Co irradiation on the physiological and morphological properties of *Solanum nigrum* plants grown from irradiated seeds. Atompraxis, 10, 1, 48—51. — Kaufmann B. P. a. N. K. Dass. (1954). Production of mitotic abnormalities by ribonuclease. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 40 : 10—50. — Kaufman B. P. a. N. K. Dass (1955). Chromosome aberrations caused by ribonuclease. Chromosome, 7 : 19. — Kessler B. (1956). Effect of methyltryptophane and ribonucleic acid synthesis in certain higher plants. Nature (Lond.), 178 : 1337. — Kim W. K. a. V. A. Greulach. (1963). A comparative study of some influence of maleic hydrazide acid 5-fluorouracil on the metabolism of *Chlorella pyrenoides*. Phyton, 20 (2) : 127.— Levin R. P. (1955). Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 41 : 727. — H. S. Loring, V. Fujmoto a. L. F. Eng. (1959). Ultracentrifugal fractionation and iron distribution in infections nucleates from Tobacco Mosaic virus. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 45 : 287.— Mathan D. S. (1965). Phenilboric acid, a chemical agent stimulating the effect of the Lanceolate gene in the tomato. Amer. Journ. Bot., 52, 2 : 85. — Mazia D. (1954). The particulate organization of the chromosome. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 40, 6 : 521. — Moutschan-Dahmen J. a. M. Moutschan-Dahmen. (1963). Influence of Cu^{++} and Zn^{++} ions on the effect of ethylmethanesulfonate on chromosomes. Experientia, 19, 3 : 144—145. — Murray D. B. (1964). Morphological effects of temperature on the growth of *Theobroma cacao*. Nature, 262, 1937 : 1134. — Naono S. a. F. Gros. (1960). Effects d'un analogue de base nucleique sur la biosynthese des proteines bacteriennes. Changement de la composition globale des proteines. C. R. Acad. Sci., 250 : 3527—3529. — Naono S. a. F. Gros. (1960b). Synthese par E. coli d'un phosphatase modifiée en présence d'un analogue pyrimidique. C. R. Acad. Sci., 250 : 3889—3893.—Perini C. a. Zamrini. (1958). Azione del boro sulla morfologia e fisiologia del microorganismu. II. Observazioni su *Rhodotorula graciles* Pan. Ann. microbiol., 8. — Roberts R. B. a. E. Aldous. (1951). Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. USA, 16. — Rogers H. J. (1964). Nucleotide compounds in the biosynthesis of bacterial cell walls. Bioch. Journ., 92, 2 : 49. — Rosen G. (1964). Mutations induced by the action of metal ions in *Pisum*. II. Further investigations on the mutagenic action of metal ions and comparison with the activity of ionizing radiation. Hereditas, 51 : 89. — Ross C. W. (1964). Influence of 6-azauracil on pyrimidine metabolism of cocklebur leaf discs. Biophys. et Biochim. Acta, 87, 4 : 541. — Sachsenmarer a. W. H. Rusch. (1964). The effect of 5-fluoro-2-deoxyuridine on synchronous mitosis in *Physarum polycephalum*. Exp. Cell. Res., 36, 1 : 124. — F. B. Salisbury a. J. Bonner. (1960). Inhibition of photoperiodic by 5-fluorouracil. Plant Physiology, 35 : 173. — Shimeno a. S. Kinoshita. (1963). Inhibitory effect of thiouracil on germination of leaf mustard seed and its reversal by pyrimidine derivatives. Plant a. Cell. Physiol., 2 : 145—152. — Singer B. (1964). Studies of complexes of Tobacco Mosaic virus ribonucleic acid with silver, mercury, calcium and ferric ions. Biochim. et Biophys. Acta, 80, 1 : 137 —145. — Sizer L. W. (1953). Oxidation of proteins by tyrosinase and peroxidase, 129—159. In F. F. Nord. (ed.) Advances in enzymology, 14, Interscience Publishers, New York. — Steffensen D. (1955). Breakage of chromosomes in *Tradescantia* with a Calcium deficiency. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 41, 3 : 155. — Steffensen D. (1958). Chromosome aberrations in Calcium-deficient *Tradescantia* produced by irradiation. Nature, 182, 4651 : 1750. — Steffensen D. (1959). Structure and function of genetic elements. Brook haven, Symp. in Biol., 12 : 103. — Swanson C. P. (1963). Radiation-induced chromosome aberrations. — Walker W. E., Gordon M. P. a. J. W. Huff. (1963). Metal content of Tobacco Mosaic virus RNA. Bioch. J. 2, 4 : 716—719. — Walker W. E. a. B. L. Vallee. (1959). Chromium ribonucleoprotein from bovine liver. Nature, 184, 46, 96, Suppl. 18. — Wallenstein A. a. L. S. Albert. (1963). Plant morphology: Its control in *Proserpinaca* by photoperiod temperature and gibberellic acid. Science, 140, 3570 : 998—1000. — Werz G. (1963a). Morphogenetische Wirkungen von Aminosäuren bei Acetobularien. I. Wirkung von 3-C-Aminosäuren und verwandten Derivaten. Planta, 60, 3 : 205—209. — Werz G. (1963b). Morphogenetische Wirkungen von Aminosäuren bei Acetobularien. II. Die Beeinflussung der Morphogenese durch einige 4-C-Aminosäuren. Planta, 60, 3 : 210—215. — Wolf F. T. (1962). Growth inhibition of *Chlorella* induced by 3-amino-1,2,4-triasole and its reversal by purines. Nature, 193 : 901—902. — Woodstock L. a. R. Brown. (1963). The effect of 2-thiouracil on the growth of cells in the root. Ann. of Bot., 27, 107 : 403.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 I 1966).

УДК 577.73 : 575.2 : 58

Г. Г. Левин

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ У РАСТЕНИЙ

(Анализ некоторых понятий и представлений)

H. G. LEVIN. AGE CHANGES IN PLANTS

Введение

Возрастные изменения у растений являются предметом всестороннего изучения ввиду большого теоретического и практического значения этой проблемы.

Исследования ведутся на различных уровнях жизни — клеточном, тканевом, организменном, популяционно-видовом и биоценотическом, а в настоящее время все большее значение приобретает изучение на молекулярном и надмолекулярном уровнях.

Возрастные изменения служат объектом цитологии и микробиологии, физиологии и биохимии, морфологии и анатомии, экологии и фитоценологии и других биологических наук. Большое внимание уделяют им и специалисты в области прикладной ботаники.

О возрастных изменениях организмов (животных и растений) уже накоплен большой материал, но, несмотря на это, их причины, факторы, закономерности известны далеко не достаточно.

Прогресс в изучении возрастных изменений, их факторов и закономерностей зависит от успехов в изучении жизненных процессов в целом. Но, помимо этого, можно отметить известное несоответствие между уже имеющимся большим фактическим материалом и обобщениями в этой области. Это можно отчасти объяснить дроблением современной биологии на многие разделы, ограничением специалистов исследованиями в определенных, часто сравнительно узких областях, и отсюда известной односторонностью их концепций.

Недостаточная изученность возрастных изменений обусловила появление многочисленных, часто весьма различных гипотез и теорий об их причинах и факторах. Нет единства взглядов и на саму сущность возрастных изменений, на содержание и объем этого понятия.

В этой статье мы ставим перед собой следующие задачи: 1) выяснить соотношение возрастных и так называемых стадийных изменений; 2) рассмотреть взаимосвязь внешних (экологических) и внутренних факторов в развитии; 3) проанализировать соотношение необратимых (прогрессивных) и обратимых (циклических) процессов в онтогенезе; 4) установить взаимосвязь структурных и физиологических изменений в ходе развития.

На основе анализа всех этих процессов можно, очевидно, наметить определенные критерии для оценки сущности возрастных изменений, определить содержание и объем этого понятия. А это является необходимой предпосылкой анализа закономерностей и факторов возрастных изменений, что должно быть предметом особого исследования.

I. Возрастные изменения и стадийность развития

О соотношении возрастных и стадийных изменений

Полный цикл возрастных изменений у растений в наиболее типичных случаях совпадает с онтогенезом, т. е. с развитием особи с момента ее зарождения до конца жизни. Однако нередко такой цикл выходит за пределы онтогенеза (например, возрастные изменения клонов). Полный цикл возрастных изменений включает предзародышевый и зародышевый (эмбриональный) периоды, периоды юности, молодости, зрелости (в том числе и период репродуктивного развития), старости и смерти. М. Х. Чайлахян (1960) выделяет в онтогенезе высших растений этапы: эмбриональный, ювенильвый, зрелости (половой или вегетативной), размножения и старости. Т. А. Работнов (1947, 1950 и др.) и В. В. Скрипчинский (1963) различают в онтогенезе растений фазы: эмбриональную, ювенильную или виргинильную, генеративную и сенильную.

Подобные довольно общие периодизации детализируются и видоизменяются применительно к жизненным циклам различных организмов, однако они отражают главные возрастные этапы.

В согласии с рядом исследователей мы считаем, что старение не следует отождествлять с возрастными изменениями организма на протяжении всего онтогенеза. Старение — это определенный этап развития, следующий (в норме) за этапом зрелости.

Все онтогенетические изменения являются возрастными; в число их входит старение и омоложение, рост, дифференцировка, органогенез и гистогенез, процессы детерминации (см. обзоры Левина, 1963, 1964). Однако в отечественной литературе получило довольно широкое распространение разделение онтогенетических изменений на возрастные (старение и омоложение), стадийные и органообразовательные (см., например, Куперман, 1957).

В свое время Т. Д. Лысенко (Лысенко и Презент, 1935 и др.) выступил с учением о развитии растений, в котором основой онтогенеза были объявлены физиологические стадийные изменения. Н. П. Кренке (1940 и др.) в своей теории онтогенеза восстановил в правах возрастные изменения как основу онтогенеза. Но при всех достоинствах его теории, она не была лишена и некоторых недостатков (как, например, его автогенетическая концепция потенциала жизнеспособности). Недостатком его учения мы считаем и ее некоторую эклектичность; движущими причинами развития он считал как возрастные, так и стадийные изменения (при определяющем значении первых). Эту эклектичность теории можно отчасти объяснить тем, что различные данные о развитии еще не были синтезированы в единое целое. Но многие авторы уже в более позднее время продолжали усугублять недостаток этой теории, противопоставляя возрастные и стадийные изменения. Так, ряд исследователей, стоящих на позициях учения о стадийном развитии растений (см., например, Куперман, 1957 и др.), исключает из из числа возрастных изменений не только стадии развития, но и процессы органогенеза (а следовательно, и связанные с ним процессы роста и размножения клеток, их дифференцировку, гистогенез).

Расчленение онтогенетических изменений на стадийные и органогенез, с одной стороны, и возрастные, с другой, противоречит представлению о целостности растения и его развития. Онтогенез растения при этом рассматривается как результат сочетания стадийных (не возрастных) изменений эмбриональной ткани — меристемы и возрастных изменений (старения) других, дифференцированных тканей. Например, З. П. Ростовцева (1963 : 9) пишет, что меристематические клетки не тождественны и разнокачественны, но остаются онтогенетически молодыми. Но если меристема, несмотря на стадийное развитие, остается онтогенетически молодой, значит она не испытывает при этом возрастных изменений. Это в известной мере сближает учение о стадийном развитии с концепцией вечно молодой зародышевой плазмы, с которой поборники этого учения ведут столь долгую и непримиримую борьбу. Сходство этих концепций заключается в недооценке целостности организма, в представлении о наличии в нем двух линий развития, носителями которых, согласно одной концепции, является зародышевая плазма и сома, а по второй — их аналоги — меристема и дифференцированные ткани.

Концепция зародышевой плазмы при всех ее недостатках в свое время, видимо, имела и некоторое положительное значение, отражая аналитический подход к явлениям жизни, наследственности и развития. Метафизичность ряда положений этого учения объясняется уровнем науки того времени, недостаточным еще пониманием целостности организма. Но появление в нашу эпоху учения об особых стадийных изменениях меристем, отличных от возрастных, очевидно, несовместимо с современным уровнем знаний.

К сожалению, даже таким исследователям, как П. И. Гупало, работы которых направлены на восстановление научной теории развития, не удалось полностью избавиться от недостатков, свойственных дуалистическим концепциям развития.

П. И. Гупало (1965 и др.) подразделяет онтогенетические изменения на общие возрастные (к ним он относит старение и омоложение) и частные — сезонно-стадийные, которые он называет эколого-физиологическими. Общие возрастные изменения он считает основой онтогенеза, в том числе и стадийных процессов (хотя последние, в свою очередь, влияют на общие возрастные изменения). Переход к цветению, по Гупало,— следствие возрастных и стадийных изменений.

Таким образом, по Гупало, общие возрастные и частные (стадийные) изменения — это по существу две линии онтогенетических изменений (хотя и переплетающиеся и влияющие друг на друга). Мы не можем согласиться с такой точкой зрения.

Как известно, общее и частное составляют единство. Общее существует только в частном, проявляется через частное. Не может быть общих возрастных изменений, которые протекают сами по себе и лишь модифицируются под влиянием тех или иных частных (например, стадийных) онтогенетических изменений. Общие возрастные изменения (возрастные этапы — юность, молодость, зрелость, старость и др.) всегда осуществляются в результате тех или иных частных возрастных изменений, варьирующих в зависимости от генотипа и условий развития. Стадийное развитие (стадии яровизации и световая) можно рассматривать как один из частных случаев, вариантов осуществления общих возрастных изменений.

Гупало называет частные онтогенетические, стадийные изменения эколого-физиологическими, в отличие от общих возрастных. Строго следуя этому определению, надо заключить, что условия среды (экологические факторы) влияют только на стадийные изменения; общие же возрастные изменения экологически непосредственно не не обусловлены, т. е. определяются лишь внутренними факторами, а влияние на них внешних факторов осуществляется лишь посредством стадийных или других экологически обусловленных частных изменений.

Дуалистическое, эклектическое представление об онтогенезе как сочетании двух типов онтогенетических изменений — возрастных и стадийных — противоречит идее целостности организма и его онтогенеза. Иллюзия того, что возрастные изменения определяются только внутренними факторами, может возникнуть потому, что общие возрастные изменения (например, этапы юности, молодости, зрелости, старости и смерти), как правило, наблюдаются в самых разнообразных условиях среды (очень часто определяющих лишь скорость и вариации возрастных изменений, но не наличие основных возрастных этапов). Но это доказывает только, что условия осуществления общих возрастных изменений являются весьма общими. Поэтому они сохраняются (в той или иной мере) при разнообразных вариациях внешних факторов. Условия общих возрастных изменений — это условия жизни, роста и развития вообще, независимо от их конкретной формы.

Мы полагаем, что не следует называть какие-либо онтогенетические изменения, в том числе и стадийные, эколого-физиологическими, ибо любые возрастные (онтогенетические) изменения не являются автономными, независимыми от среды; все они происходят лишь при наличии определенных комплексов внешних экологических факторов. Различие заключается лишь в том, что одни процессы могут совершаться в сравнительно широком диапазоне внешних условий, а другие — в более узком (вследствие чего зависимость их от экологических факторов обнаруживается более часто).

Разделение общих и частных онтогенетических изменений (только влияющих друг на друга, но не составляющих единства) может привести к автогенетической концепции об общих возрастных изменениях (старение и омоложение) как функции только внутренних факторов развития.

Между тем Д. А. Сабинин (1940, 1963) уже давно указал путь преодоления этого порока в учении об онтогенезе растений, разъяснив, что стадии (по Лысенко) представляют собой процессы (и периоды) детерминации. Иначе говоря, они являются определенными этапами возрастных изменений. Этим самым были созданы предпосылки для уничтожения дуализма в теории онтогенеза растений, для восстановления в правах целостной концепции развития. Надо отметить, что некоторые исследователи в той или иной мере восприняли эту мысль Сабинина. Так, В. В. Скрипчинский (1956), ссылаясь на Сабинина, рассматривает стадию яровизации как температурную детерминацию, а световую стадию как фотопериодическую детерминацию.

Представление о процессах детерминации этапов морфогенеза (стадиях по Лысенко), находящихся в тесной зависимости от определенных комплексов условий среды, устраняет элементы автогенеза из учения об индивидуальном развитии растений. К сожалению, эти мысли Сабинина стали достоянием широкой научной общественности совсем недавно.

С этих позиций может быть переосмыслено такое «трудное» для понимания положение в учении о стадийном развитии, как стадийная разновозрастность.

О разновозрастности частей растения

Согласно учению Лысенко, различные части растения (например, апикальные и базальные части побега) стадийно разновозрастны. Веские аргументы против этого положения выдвинули А. К. Ефейкин (1940, 1947, 1948 и др.), В. О. Казарян (1959), П. С. Смирнов (1965), А. К. Ефейкин и П. С. Смирнов (1966), и другие исследователи. Ефейкин и Смирнов объясняют последовательность цветения ветвей разных ярусов не стадийной разновозрастностью, а полярностью и корреляциями органов.

Представление о стадийной разновозрастности, существующей наряду с обычной разновозрастностью, нам кажется неприемлемым уже потому, что оно предполагает наличие двух особых типов (линий) онтогенетических изменений — общих возрастных и стадийных, двух типов старения — обычного и стадийного. На самом деле стадийные изменения (процессы детерминации) представляют определенные этапы единого процесса возрастных изменений — физиологических и структурных. Поэтому не существует особой стадийной разновозрастности, есть лишь разновозрастность частей растения по структурным и физиологическим показателям, в том числе и по продвинутости процессов детерминации. Так называемый «стадийный» возраст можно определить как степень продвинутости процессов детерминации, ведущих к образованию генеративных органов.

Включение процессов детерминации (стадийных изменений) в число возрастных позволяет допустить наличие разновозрастности меристем (в разных частях растения) и при отсутствии у них видимых структурных различий. Наблюдающаяся же в определенных условиях (например, в опытах Ефейкина) одновозрастность меристем черенков из апикальной и базальной частей побега в одних случаях, вероятно, связана с их действительной одновозрастностью, в других, может быть, объясняется лабильностью, обратимостью процессов детерминации, которая может проявиться при черенковании.

Различия в возрастном состоянии меристем разных частей растения, очевидно, могут определяться локальными различиями метаболизма, обусловленными положением части в системе целого, полярностью, коррелятивными факторами. Роль этих факторов в цветении была показана, в частности, Ефейкиным и Смирновым (1966 и др.).

Опыты Ефейкина и Смирнова, данные о различном размещении генеративных органов на побегах (см., например, Серебряков, 1952; Казарян, 1959, и др.) свидетельствуют против положения о передаче «стадийных» изменений только путем деления клеток и, как следствие этого, об увеличении «стадийного» возраста меристемы побега в акропетальном направлении (от его базальной к апикальной части). Но, вероятно, нельзя считать вполне доказанным и универсальным положение Ефейкина о физиологической одновозрастности меристемы в разных частях растения. Очевидно, нет оснований полностью отрицать развитие, возрастные изменения меристем в онтогенезе растения при отсутствии их видимой морфологической дифференцировки. Окончательное решение вопроса о возрастных изменениях меристем в онтогенезе, очевидно, станет возможным только после разработки точной диагностики их возрастного состояния по физиологическим и ультраструктурным признакам.

В связи со сказанным надо рассмотреть вопрос о разновозрастности различных частей растения. У очень многих растений (особенно многоклеточных) хорошо выражена разновозрастность частей тела. Разновозрастность, как известно, не исчерпывается различиями в календарном возрасте. Большое значение имеет и физиологический возраст, т. е. возрастное состояние организма и его частей, характеризующее степень продвинутости его онтогенетического развития.

Термин «физиологический возраст» мы считаем не совсем удачным, поскольку любое физиологическое состояние, очевидно, связано со структурными признаками (хотя бы на низших уровнях живого). Видимо, лучше говорить о биологическом возрасте, включая в это понятие как физиологические, так и морфологические показатели. Понятие биологического возраста согласуется с концепцией биологического времени (Lecomte du Noüy, 1936,— цит. по: Сабинин, 1963 : 123), выражающего скорость физиологических процессов в единицах длительности определенных физиологических актов (например, длительность процессов в пластохронах).

Биологический возраст различных частей растения, очевидно, определяется их календарным возрастом, т. е. длительностью их существования (формирования и развития) и скоростью развития (быстрота роста, размножения и дифференцировки клеток, темп органогенеза и гистогенеза и других возрастных изменений).

Разновозрастность частей растений, по-видимому, надо связывать не только с длительностью и скоростью возрастных изменений, но и с их характером, направлением. Так, клетки различных тканей дифференцируются в разных направлениях. Одни из них могут превосходить другие по темпу дифференцировки, другие — быстрее стариться и отмирать. Наконец, темп возрастных изменений разных частей не остается постоянным, меняясь в связи с изменением в онтогенезе корреляций органов, возрастного состояния всего организма и т. д.

В результате всех этих процессов очень многие растения представляют собой организмы, весьма гетерогенные по возрастному состоянию их частей (что, однако, не исключает их целостности). При этом одни части, вследствие различий в календарном возрасте, темпах и направлении развития, могут быть старше других по одним признакам, но моложе по другим. Например, часто наблюдается закономерное изменение побегов все более высоких порядков — уменьшение их вегетативной части и относительное увеличение генеративной, ускорение их генеративного развития и старения (см., например, Серебряков, 1952, 1962; Шитт, 1958; Игнатьева, 1965 и др.)

Учение о стадийном развитии объясняет эту закономерность несовпадением календарного и стадийного возраста, стадийной старостью верхних, календарно молодых побегов или их частей. Явление это, однако, давно получило иное объяснение. Так, Н. П. Кренке (1940) считает, что разновозрастность частей растений обусловлена различными соотношениями их общего и собственного возраста.

Понятие общего возраста, как известно, отражает влияние возрастного состояния организма на развитие последовательно возникающих частей (на скорость и характер их возрастных изменений). Изменение в онтогенезе растения как целого, формирование и развитие новых органов и частей, изменение в связи с этим внешних и внутренних условий питания, метаболизма, корреляций — все это влияет на возрастные изменения последовательно возникающих частей. При этом, очевидно, изменяется и скорость и характер процессов детерминации, т. е. так называемых стадийных изменений.

Итак, возрастная гетерогенность растения может быть объяснена на основе обычных представлений о возрастных изменениях, включающих процессы детерминации («физиологические» изменения).

Из сказанного выше следует, что стадийные изменения представляют частный случай процессов детерминации определенных этапов морфогенеза. Но трудности в понимании стадийных изменений остаются, так как об их наличии судят в основном лишь по косвенным данным — смене «требований» к условиям развития и изменению формообразовательной деятельности меристем.

Ряд исследователей, в частности А. К. Ефейкин (1956), считает, что и эта основная черта стадийности развития представляет собой частную закономерность, свойственную ограниченному числу главным образом однолетних растений умеренных и холодных широт. Правда, более или менее выраженная смена условий в течение вегетационного периода (или всего года) имеет место и в южных широтах (сезонные изменения температуры, влажности, фотопериода и т. д.). Кроме того, изменения экологических факторов, воздействующих на растения, могут быть результатом его роста и развития (переход от гетеротрофного к автотрофному питанию, освоение корневой системой новых почвенных горизонтов, перемещение ассимилирующей надземной части растений в верхние ярусы в результате роста и т. д.). Наконец, если стадии развития понимать в смысле Сабинина, т. е. как процессы детерминации, то они могут быть результатом изменений в онтогенезе внутренних условий при относительном постоянстве внешней среды. Но такое понимание стадийности уже выходит за пределы учения Лысенко.

Таким образом, данные о так называемом стадийном развитии можно рассматривать как элементы более общей теории онтогенеза (как один из случаев детерминации).

Все сказанное выше позволяет сделать следующие выводы.

1. Представление о расчлененности онтогенеза на морфологически и физиологически различные этапы, фазы, стадии уже давно является достоянием биологии. Поэтому принцип стадийности развития отнюдь нельзя считать новым.

2. Стадии развития (по Лысенко) могут быть истолкованы как частный случай процессов и периодов детерминации определенных этапов морфогенеза (см. Сабинин, 1963).

3. Смену «требований» к условиям внешней среды (показатель стадийности развития), видимо, надо считать частным (хотя и распространенным) случаем. Смена по-

следовательных этапов детерминации в ряде случаев может быть следствием изменения не внешних, а внутренних факторов в результате самого развития (даже при относительно постоянных внешних условиях).

4. Расчленение онтогенетических изменений на возрастные и стадийные (невозрастные — эколого-физиологические) не обосновано, оно противоречит представлению о целостности организма и процесса его развития, создает почву для автогенетической интерпретации его возрастных изменений. Все онтогенетические изменения (в том числе и процессы детерминации в меристемах и в организме в целом) являются возрастными.

Очень схематично эволюцию идей об онтогенезе растений в последние десятилетия в нашей стране можно представить так: 1) теория онтогенеза — учение о возрастных изменениях; 2) основа онтогенеза — стадийное развитие; 3) онтогенез — совокупность возрастных и стадийных изменений; при этом одни исследователи главное значение приписывали стадийным изменениям, другие — возрастным; 4) полное восстановление в правах теории онтогенеза как учения о возрастных изменениях (этот процесс еще не закончен).

II. Факторы развития и возрастные изменения

Существуют различные подразделения факторов развития. Наиболее общим является разделение их на внутренние и внешние. Среди внутренних факторов выделяют генетические и соматические (корреляции, полярность и т. д.).

Разделение факторов на генетические, возрастные, коррелятивные, экологические и другие в аналитических целях нередко вполне оправдано, но при этом необходимо установить и их субординацию, связи, соотношения. Так, возрастные факторы есть результат реализации генетических факторов в ходе развития, а корреляции — один из возрастных факторов.

Начинающие свое развитие зачатки особей (споры, гаметы, зиготы и т. д.), обладая специфическими генетическими факторами (комплекс факторов ядра и цитоплазмы), характеризуются определенным возрастным состоянием. Поэтому действие генетических факторов на любых этапах онтогенеза проявляется через возрастные факторы.

Возрастные (внутренние) факторы (физиологические и структурные) на каждом этапе онтогенеза взаимодействуют с экологическими (внешними) факторами, обусловливая последующие этапы развития (процессы детерминации, органогенез и гистогенез). В силу этого экологические факторы, включаясь в процесс развития, становятся компонентами (составляющими) возрастных (онтогенетических) факторов.

Экологические факторы и возрастные изменения

Многочисленные данные показывают, что развитие, возрастные изменения — результат взаимодействия внешних и внутренних факторов. Автогенетические концепции — пройденный этап в развитии биологии. Но и теперь в литературе встречаются неточные формулировки о соотношении внешних и внутренних факторов. Приведем некоторые примеры.

Нередко разграничивают возрастные (онтогенетические) и экологические факторы, определяющие формирование и варьирование признаков организма в зависимости от условий среды. Так, И. Г. Серебряков (1952 : 174) указывает, что гетерофилия в пределах годичного побега определяется комплексом факторов онтогенетического, экологического и, может быть, исторического характера. Н. И. Гупало (1959) рассматривает детерминацию формообразования как результат совокупного действия генетических, корреляционных, возрастных и эколого-физиологических факторов.

Разделение факторов на онтогенетические (возрастные) и экологические верно в том смысле, что формирование признаков на каждом этапе онтогенеза определяется взаимодействием внутренних (свойственных данному этапу) и внешних факторов. Вместе с тем подразделение факторов, определяющих признаки организма, на онтогенетические и экологические нам представляется не совсем точным.

В основе этого подразделения лежит предпосылка, что признаки, возникающие в ходе «нормального» онтогенеза, т. е. при развитии растения в среде, наиболее соответствующей его природе, являются функцией только его возрастных изменений (обусловленных его наследственной структурой); формообразующее же действие экологических факторов проявляется лишь при их отклонении от нормы. Это представление является в какой-то мере пережитком автогенетических концепций развития.

Иногда даже в работах крупных исследователей, все творчество которых совершенно чуждо автогенезу, встречаются некоторые неточности в определении соотношения внешних и внутренних факторов развития. Так, Серебряков (1952 : 174) пишет, что внешние условия могут значительно изменять кривую возрастных изменений. Если понимать это буквально, то можно заключить, что нормальная, типичная возрастная кривая определяется только внутренними факторами. В действительности же, внешние условия (при их отклонении от нормы) не только изменяют возрастную кривую, но всегда (и в норме) во взаимодействии с внутренними факторами организма определяют ход возрастной кривой. Поэтому более точной является формулировка Кренке (1940 : 13): «на . . . возрастных кривых хорошо отражаются колебания внешних условий развития».

Абсолютное разграничение онтогенетических (возрастных) и экологических факторов нередко невозможно и потому, что изменения экологических факторов не только

вызывают варьирование признаков в пределах одного возрастного этапа, но и влияют на скорость возрастных изменений. По этому вопросу имеется большая литература. Ограничимся несколькими примерами.

К существенным экологическим факторам относятся внешние условия питания. Роль условий питания в возрастных изменениях была показана еще Клебсом (1905 и др.) в его опытах с низшими и высшими растениями. Он установил, что на ход развития можно влиять, изменяя условия питания, как непосредственно, так и путем варьирования других факторов (например, условий освещения автотрофных растений). Регулируя факторы питания — количество, состав и соотношение питательных веществ (и другие условия среды), он воздействовал на цикл развития, темп и характер возрастных изменений (длительность вегетативной фазы, переход в репродуктивную фазу, смену форм размножения и т. д.). Обильная пища, по его данным, способствует росту (в который он включает и размножение клеток делением), а последующее ухудшение условий питания — дифференцировке, образованию более или менее специализированных органов размножения.

В настоящее время сведения о влиянии условий питания на возрастные изменения растений, в частности низших, значительно пополнились. Имеется ряд данных о действии углеводов, белков, аминокислот, различных ростовых веществ, витаминов в их разнообразных сочетаниях на метаболизм, рост, развитие и размножение растений (см., например, Работнов, 1947 и др.; Лилли и Барнет, 1953; Vincent, 1958; Levin, 1962; Беккер, 1963; Иерусалимский, 1963, и др.).

Установлена изменчивость возрастных признаков у растений в зависимости от полива и подкормки (Кренке, 1940; Серебряков, 1952; Алексеев и Гусев, 1957; Гупало, 1957, 1965, и др.). Азотные удобрения и полив вызывают появление омоложенных по форме листьев, фосфорные и калийные — образование более «старых». Старение растений ускоряется при недостатке воды, повышенной температуре, интенсивном освещении (Алексеев, 1948; сб.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью, 1963, и др.). Известно, какое влияние оказывают вариации количества и соотношений азота, фосфора, калия и других минеральных элементов, изменение освещения (фотопериод, интенсивность и спектральный состав света и т. д.), температуры и других экологических факторов на скорость и характер развития, на морфогенез растений (см. Поплавская, 1937; Шенников, 1950; Синнот, 1963, и др.).

Имеются данные о зависимости ксероморфной структуры растения от условий азотного питания (см., например, Миллер, 1963); изменение условий азотного питания может сказываться не только на темпе, но и на характере возрастных изменений (например, на формировании мезоморфной или ксероморфной структуры).

Ярким примером зависимости темпа и характера возрастных изменений от экологических факторов является образование неотенических форм (см., например, Васильченко, 1965).

Итак, воздействие экологических факторов на признаки организма может быть двояким: а) изменения экологических факторов ускоряют или замедляют ход возрастных изменений; иначе говоря, экологические факторы влияют на признаки посредством изменения возрастных («онтогенетических») факторов; б) изменение в определенных пределах экологических факторов (например, влажности), не влияя существенно на темп возрастных изменений, вызывает изменение направления, характера развития (например, степени ксероморфности). Только в этом случае (с указанной выше оговоркой) можно рассматривать признаки как результат взаимодействия возрастных и экологических факторов.

Таким образом, при изменении экологических факторов меняются или темп, или направление (характер) возрастных изменений, или и то и другое.

Внешние условия воздействуют на возрастные изменения, вызывая сдвиги во внутренних условиях организма (водный режим, метаболизм и т. д.). С другой стороны, закономерные изменения внутренних условий в растении (или в его отдельных частях) в ходе онтогенеза могут быть во многом сходными с их изменениями при вариациях внешних условий (например, уменьшение обеспеченности водой и питательными веществами в результате изменения в процессе развития корреляций органов, вследствие образования некротических зон, отмирания части листьев и корней, образования «конкурирующих» метамерных органов, с одной стороны, и вследствие засухи, затенения и действия других неблагоприятных внешних факторов, с другой). Поэтому изучение действия экологических факторов на структуры и функции растения в ряде случаев может быть важно для понимания изменений внутренних условий в онтогенезе и их влияния на возрастные изменения признаков (а также для выяснения локальных различий в ходе возрастных изменений в пределах растения и его органов).

Следует учитывать также часто отмечаемое изменение экологических факторов, воздействующих на растение, обусловленное процессами его развития (изменение локальных условий влажности, температуры и световых условий в связи с перемещением растения в верхние ярусы или в результате развития системы облиственных побегов, например, кроны; изменение субстрата растением, освоение корневой системой новых горизонтов почвы, переход от гетеротрофного к автотрофному питанию, возрастные изменения реакций растений на температуру, свет и т. д.). В этом смысле не только внутренние, но отчасти и внешние факторы являются функцией возрастных изменений. Развитие организма приводит к изменению как его внутренней, так и внешней среды.

Во взаимодействии внутренних и внешних факторов развития организмов ведущее значение имеют внутренние факторы. Недооценка значения внутренних факторов

развития характерна для теории стадийного развития и других концепций Т. Д. Лысенко. Он определяет природу, наследственность организма как свойство живого тела требовать определенные условия для своей жизни и развития и определенно реагировать на те или иные воздействия (см., например, Лысенко, 1946 : 328).

Приведенное выше определение наследственности в значительной мере предопределяет подход к ее изучению, анализ потребностей организма в условиях среды, его реакций на внешние факторы, но не исследование внутренних факторов (в том числе и внутренней среды растений), без чего невозможно познание сущности наследственности. Без изучения внутренних факторов развития можно лишь констатировать потребности растений (видов, сортов и т. д.) в тех или иных условиях среды и их реакции на внешние факторы, но нельзя объяснить причины различий в их потребностях и реакциях. Ссылка на исторически сложившуюся приспособленность не решает вопроса, так как задача заключается не в ее констатации, а в раскрытии конкретных генетических, структурных и физиологических механизмов этой приспособленности.

Работы, проводившиеся в плане теории стадийного развития, как правило, заключались в воздействии внешними факторами на развитие растений и учете вызываемых ими морфологических изменений (прохождение различных этапов морфогенеза, изменение их скорости и характера). Так устанавливалась зависимость между воздействием различных внешних факторов, промежуточные же этапы изменений организма — сдвиги его метаболизма, его внутренней среды — не учитывались или учитывались далеко не достаточно.

Такой подход, особенно на первых этапах изучения воздействий внешних факторов на организм, дает определенные результаты; он применялся и задолго до появления теории стадийного развития. Но ограничение такого рода исследованиями, конечно, недостаточно для изучения взаимодействия организма и среды, внешнего и внутреннего в развитии (если не считать «объяснением» положения вроде ассимиляции организмом условий среды).

Резюмируем сказанное выше. Умаление роли внешних (экологических) факторов развития в конечном итоге приводит к автогенезу. С другой стороны, недооценка роли внутренних факторов развития, его реальной структурной и физиологической основы, также делает невозможным научное, материалистическое объяснение развития организмов, их приспособляемости, изменчивости. Таким образом, обе крайности в интерпретации роли внешних и внутренних факторов приводят к сходным результатам.

В заключение мы хотели бы подчеркнуть, что проблема внешнего и внутреннего в развитии не ограничена взаимоотношениями организма со средой. Помимо внешних и внутренних факторов развития особей, существуют, как известно, внешние и внутренние факторы развития популяций, сообществ (биоценозов и др.). При этом внутренние факторы жизни и развития сообществ могут быть внешними для составляющих их особей. Эти факторы (микроклимат, микрорельеф, условия воздушного и почвенного питания, эдафические факторы и т. д.) обусловлены в той или иной степени взаимодействием индивидов в сообществах и их средообразующим действием. Экология растений, биоценология (и биогеоценология) и другие науки располагают огромным материалом в этой области.

Внутренние факторы существования и развития сообществ часто оказывают огромное влияние на возрастные изменения составляющих их индивидов, на их возрастную дифференциацию (см., например, работы В. Н. Сукачева, Т. А. Работнова и др.). Средообразующее действие растений и особенно растительных сообществ делает подчас невозможным резкое противопоставление внешних и внутренних факторов их жизни и развития. Среда обитания в той или иной степени преобразуется растениями. Поэтому между внешней и внутренней средой организма возникает ряд переходов. В начале этого ряда, очевидно, следует поставить субстрат, изменяемый растениями (например, торфяная залежь, дернина и т. д.), микроклимат в сообществах с его специфическими условиями влажности, температуры, освещения, и т. д. Конечными же звеньями этого ряда, видимо, можно считать части растений, состоящие в той или иной степени из отмерших тканей (водопроводящие сосуды, отмершие участки коры и древесины, некротические зоны в корнях, побегах и т. д.), или неживые зоны растения (например, системы межклетников с их специфическим газовым режимом). Значение (отрицательное или положительное) этих частей растения в газообмене, питании, водоснабжении, росте и развитии может быть весьма велико. Эти зоны и части в ряде случаев, видимо, можно рассматривать как переходные между внутренней средой живых клеток и тканей организма и его внешней средой.

Все это говорит о сложности проблемы внешних и внутренних факторов жизни и развития организмов, а в ряде случаев — о невозможности их резкого противопоставления.

Внутренние условия питания и возрастные изменения

Иногда возрастные изменения противопоставляют изменениям в зависимости от внутренних условий питания. Например, Н. И. Володарский (1954), критикуя положение Н. П. Кренке об изменении с возрастом потенциала жизнеспособности как причины различий метамеров по длине годичного побега, объясняет эти различия разными условиями их питания и другими факторами. Он отмечает, что листья нижних ярусов, в связи с формированием выше расположенных листьев, обычно испытывают недостаток питания, а поэтому раньше прекращают рост и отмирают. Если улучшить условия их питания, удалив верхние листья, то нижние увеличиваются в размерах и продолжительность жизни их возрастает.

Значение условий питания, корреляций в развитии и продолжительности жизни метамеров побега известно уже давно. Изменения метамеров побега действительно могут быть обусловлены не его старением (или шире — изменением его биологического возраста). Но это не значит, что изменения, связанные с факторами питания и корреляциями, не являются возрастными.

На различных этапах развития низших и высших растений в их клетках, тканях и органах происходит накопление запасных питательных веществ (жира, гликогена, крахмала, белка и др.). Эти процессы, характерные для определенных возрастных этапов, служат основой последующих этапов развития. Накопление питательных веществ — одна из предпосылок спорообразования у бактерий и дрожжей. Общеизвестна роль запасных питательных веществ в семенах, клубнях, луковицах, корневищах для последующего развития растений, их вегетативного разрастания и размножения.

Внутренние условия питания, водоснабжения, метаболизма растения (и его органов) закономерно изменяются в ходе онтогенеза, в связи с развитием вегетативных и репродуктивных органов, корневой системы, фотосинтезирующего аппарата, в процессе дифференцировки тканей (в частности, проводящей системы).

Большую роль в возрастных изменениях играют изменения в процессе роста и развития корреляций между различными органами — листьями и почками, листьями различных ярусов, побегами, корневой системой и надземными органами и т. д. (см., например, Серебряков, 1952, 1962; Зёдинг, 1955; Досталь, 1956; Гребинский, 1961, и др.).

Коррелятивные факторы иногда противопоставляют возрастным. Например, И. Г. Серебряков (1952 : 225) пишет, «. . .что направление роста побегов определяется возрастным состоянием побега и растения в целом, а также коррелятивными отношениями главного и бокового побегов». Бесспорно, что при анализе роста, вегетативного и генеративного развития необходимо разграничивать роль разных факторов — собственного и общего возраста побега, значение корреляций и т. д. Но не следует коррелятивные факторы исключать из числа возрастных. Многочисленные данные, в частности приводимые Серебряковым, показывают, что корреляции органов (и тканей) изменяются в ходе онтогенеза. Возрастное состояние растения на любом этапе развития включает и свойственную данному этапу систему корреляций. Корреляции — это возрастной признак, фактор, следствие и проявление возрастных изменений. Изменение корреляций — составная часть возрастных изменений.

Изменения корреляций обусловливают закономерные изменения внутренних условий питания, водоснабжения, накопления и распределения пластических и физиологически активных веществ в растении. В результате изменяется характер формообразовательных процессов, рост одних органов усиливается, других ослабевает или прекращается, происходит их старение и отмирание.

В выяснении роли внутренних условий питания (и метаболизма вообще) в возрастных изменениях, очевидно, значительную роль сыграют исследования метаболизма, роста и развития в культурах клеток, тканей и органов. Варьируя условия, в частности состав питательной среды, в которой культивируются изолированные органы, ткани и клетки, можно вызвать определенные изменения формообразовательных процессов (роста и размножения клеток, дифференцировки тканей, процессов органогенеза), более или менее сходные с аналогичными процессами в онтогенезе целостного организма. Установление зависимостей между определенными изменениями состава и условий среды в культуре клеток, тканей и органов и сдвигами формообразовательных процессов, по-видимому, сыграет существенную роль в познании тех изменений (в процессе развития) внутренних условий питания (и внутренней среды в целом), которые определяют возрастные, морфологические и физиологические изменения организма (см., например, Уайт, 1949; Залкинд, 1953; Бутенко, 1960, 1964 и др.; Гребинский, 1961; Wardlaw, 1965, и др.).

Значение внутренних условий питания в возрастных изменениях иллюстрирует опыт Ветмора (1954) с папоротником (цит. по: Синнот, 1963 : 254). У проростка папоротника первые листья двулопастные, следующие трехлопастные, далее идут перистые. Ветмор культивировал верхушки маленьких проростков на минеральной среде при различных концентрациях сахарозы и получал целые растения. При низкой концентрации сахарозы возникали двулопастные листья, при более высокой — трехлопастные, а при еще более высокой — перистые. Синнот заключает из этого, что онтогенетическое развитие связано с увеличивающимся снабжением сахаром.

Таким образом, изменение даже отдельных, относительно простых внутренних факторов питания может повлечь за собой определенные метаболические сдвиги, изменение роста и формообразования. Подобные данные показывают значение различий в условиях питания последовательно возникающих метамеров побега для возникновения их морфологических различий. Вместе с тем такого рода данные подтверждают взгляд о роли внутренних факторов питания в возрастных изменениях. Из этого следует, что различия метамеров годичного побега (или прироста) далеко не всегда связаны с его старением (или, шире, с увеличением его биологического возраста); но эти различия являются возрастными в том смысле, что они обусловлены закономерными изменениями в онтогенезе условий питания, изменениями корреляций (определяющих изменения характера развития последовательно возникающих метамеров).

Возрастные признаки метамеров являются функцией не только возрастного состояния несущих их участков побега, но и всей системы корреляций побега и растения в целом. Эти факты согласуются с представлением Кренке о зависимости признаков

частей растения от их собственного и общего возраста. Его концепция о собственном и общем возрасте была, однако, несколько абстрактной. Он не раскрыл реальных структурных и физиологических механизмов влияния общего возраста растения на развитие частей, не располагая еще достаточными данными.

Успехи общей физиологии и биохимии, физиологии роста и развития в изучении возрастных изменений метаболизма растений, в познании роли пластических и физиологически активных веществ во взаимодействии органов, в корреляциях, в процессах развития организма подводят реальную базу под эти представления Кренке.

Изменения признаков в зависимости от собственного и общего возраста частей растения нельзя противопоставлять их изменениям вследствие онтогенетических сдвигов корреляций и внутренних условий питания. Изменения в онтогенезе структур и метаболизма, изменения корреляций, условий питания, всей внутренней среды организма и составляют возрастные изменения. Исключение же хотя бы части этих изменений из числа собственно возрастных лишает в известной мере последние их реального, материального содержания. А это может привести в конце концов к идеалистическому, метафизическому представлению о возрастных изменениях как особых внутренних непознаваемых процессах, составляющих сущность, причину всех доступных наблюдению структурных и физиологических онтогенетических изменений. Согласно этому представлению, возрастные изменения (старение, расходование жизненной силы, изменение потенциала жизнеспособности и т. п.) — это скрытая сущность, первопричина всех онтогенетических морфологических и физиологических изменений; последние же представляют собой лишь внешнее проявление или следствие возрастных изменений. В действительности, структурные и физиологические изменения, изменения метаболизма в онтогенезе — это и есть возрастные изменения, их сущность и проявление, содержание и форма, причина и следствие.

Итак, закономерные изменения в онтогенезе внутренних условий питания (как и внутренней среды в целом) — одно из проявлений возрастных изменений, их следствие и фактор, их неотъемлемая часть.

III. Жизненные ритмы и возрастные изменения

Иногда возрастные изменения мыслятся как необратимые, прогрессивные, противопоставляются циклическим, повторяющимся процессам в жизни растений.

Так, В. В. Скрипчинский (1956) считает, что у многолетних растений надо различать возрастные процессы — прохождение жизненных фаз индивида, и ритмические, повторяющиеся явления регулировки роста и развития, обусловливающие многократное образование репродуктивных и вегетативных органов у растения. Рассмотрим, однако, всегда ли оправдано противопоставление ритмических изменений возрастным?

Организмам присущи ритмы жизнедеятельности различного порядка — от весьма малых по длительности (эндогенные ритмы) до суточных и сезонных (главным образом экзогенные ритмы; см., например, Гунар, Крастина, Петров-Спиридонов, 1957; Бюннинг, 1961; Мошков, 1961; Франк, 1962; сб.: Биологические часы, 1964, и др.). В каком же отношении находятся эти ритмы к возрастным изменениям? Периодичность, повторяемость, известная цикличность процессов жизнедеятельности, роста и развития, казалось бы не согласуется с представлением о возрастных изменениях. Чтобы уяснить этот вопрос, рассмотрим некоторые примеры.

Многие жизненные циклы одноклеточных (растений и животных) зависят от периодических (более или менее регулярных) изменений условий среды (мы не касаемся здесь их эндогенных ритмов). Изменения среды связаны с абиотическими факторами (колебания температуры, освещенности высыхание субстрата, влекущее за собой изменения концентрации растворенных веществ и т. д.) и биотическими факторами (истощение питательной среды и накопление продуктов обмена, сдвиги pH и rH в результате жизнедеятельности организмов и т. д.). Вследствие этих процессов происходят возрастные изменения организмов — меняются скорость и характер их роста, размножения и дифференцировки, фазы активной вегетации сменяются старением и отмиранием одних особей и образованием другими покоящихся форм (спор, цист, зигот и т. д.).

Старение и отмирание одноклеточных, с одной стороны, и образование ими покоящихся форм, с другой, — закономерные этапы их возрастных изменений (хотя часто более или менее альтернативные, в чем, в частности, проявляется многовариантность их развития). Эти возрастные этапы особей одноклеточных могут многократно повторяться в жизни популяции как целого, т. е. системы, сравнимой в некоторых отношениях с многоклеточным организмом. Таким образом, несомненно, что периоды активной жизнедеятельности (роста, размножения и т. д.) и покоя являются возрастными этапами.

В онтогенезе высших растений (особенно многолетних) нередко многократно повторяются определенные этапы (в частности, периоды покоя), что связано с периодическими изменениями экологических факторов (например, с их сезонными циклами) и внутренних факторов (изменения корреляций органов в онтогенезе, во многом определяющие ритмы роста и развития побегов и т. д.).

Период покоя, как известно, не есть период полного прекращения жизнедеятельности, а представляет собой продолжение развития, хотя в иной форме и в замедленном темпе. Во время подготовки растения к покою и в течение этого периода происходят определенные возрастные изменения (например, образование перидермы у побегов,

формирование почек и внутрипочечное развитие побегов и т. д.). При отчетливо выраженных сезонных различиях экологических факторов все эти изменения обнаруживают сезонный ритм и четко проявляется их адаптивное значение, но от этого они не перестают быть возрастными изменениями.

Ярким примером ритмичности возрастных изменений являются изменения роста и формообразования, обусловленные периодическими изменениями интенсивности и характера деятельности меристем, что связано с сезонными явлениями, с изменением корреляций органов, внутренних условий питания, с динамикой физиологически активных веществ и т. д.

В результате периодической деятельности меристем у растений возникают последовательные приросты побегов с их более или менее сходными морфогенетическими циклами метамеров. К такого же рода возрастным изменениям относится чередование слоев ранней и поздней древесины годичных колец.

Таким образом, ритмические изменения характера роста, развития, дифференцировки — это возрастные изменения с четко выраженным ритмом, особенно заметным при значительных сезонных различиях экологических факторов. Ритмичность — это форма осуществления жизненных процессов, роста, развития, а следовательно и основа возрастных изменений.

Периодичность возрастных изменений не исключает в целом их необратимого характера. Последовательные возрастные циклы (периоды), суммируясь, служат основой роста и развития растения, увеличения его массы и размеров, числа органов, усложнения его строения и т. д.

Кроме того, последовательные возрастные циклы, будучи звеньями возрастных изменений растения как целого, сами закономерно изменяются в ходе его развития (см., например, Кренке, 1940; Серебряков, 1952, 1962; Шитт, 1958; Игнатьева, 1965, и др.). Например, следующие друг за другом приросты побега (или побеги разных порядков) лишь частично воспроизводят признаки предшествующих членов ряда; ибо признаки каждого члена представляют функцию его собственного и общего возраста. При наличии хорошо выраженных возрастных циклов (проявляющихся, например, в последовательных приростах), прогрессивный ход возрастных изменений обнаруживается в пределах одного прироста (в его морфогенетическом ряду) и при сравнении последовательных приростов в целом (или метамеров разных приростов, имеющих одинаковый порядковый номер). Как известно, от этих «идеальных» случаев возрастной изменчивости могут быть многочисленные отклонения, обусловленные разными факторами: различиями погодных условий разных лет, зависимостью приростов от более крупных этапов развития (вегетативного и генеративного развития, «старения» и т. д.), влиянием на приросты изменений корреляций в онтогенезе (например, при отмирании части почек и побегов), специализацией побегов и т. д. (см., например, Серебряков, 1952, 1962). Но все эти процессы, усложняя кривую возрастной изменчивости, не изменяют в целом прогрессивного хода возрастных изменений.

Таким образом, возрастным изменениям присущи более или менее выраженные ритм, периодичность. На базе этих периодических (циклических) изменений происходят в целом необратимые изменения организмов в онтогенезе. Периодичность возрастных изменений имеет своей основой ритм функций, ритм процессов жизнедеятельности (смена периодов интенсивного роста и относительного покоя и др.) и отражается в его сформировавшихся структурах (в анатомии и морфологии побегов, корней и т. д.).

Положение о цикличности возрастных изменений при необратимом характере развития в целом — это рациональное зерно теории циклического старения и омоложения Н. П. Кренке.

IV. Возрастные структурные и физиологические изменения

Возрастные изменения обычно рассматривают как стойкие необратимые морфофизиологические изменения в отличие от лабильных функциональных — обратимых (периодические изменения, связанные с жизненными ритмами, обратимое повреждение и репарация и т. д.).

Бесспорно, что разные процессы в организме различаются по степени своей лабильности. Одним из них свойственна легкая и более или менее полная обратимость, другие сопровождаются глубокими, мало обратимыми, а на определенных этапах и совсем необратимыми изменениями (по крайней мере в условиях ненарушенного онтогенеза). К процессам последнего типа можно отнести, например, далеко зашедшую дифференцировку клеток, приводящую к отмиранию их протоплазматического содержимого (развитие сосудов и трахеид, древесных волокон, клеток пробки и т. д.). Но нельзя проводить резкую грань между так называемыми физиологическими и структурными изменениями. В сущности, любые изменения в организме представляют собой единство структурных и физиологических (функциональных) изменений. Физиологические процессы всегда связаны со структурными изменениями, хотя бы на низших уровнях — надмолекулярном и молекулярном. Таковы все процессы метаболизма — синтез и распад веществ, дыхание, брожение и т. д. Все эти процессы включают обратимые или необратимые изменения структуры метаболитов и ферментов.

Катализ, в частности ферментативный, связан с образованием промежуточных соединений катализатора с субстратом. При этом изменяется электронная структура последнего, что ведет к уменьшению энергии связи его атомов. Установлена связь структуры и функции белков, в частности белков-ферментов. Все уровни структуры

белков (первичная, вторичная, третичная и четвертичная) важны для их функциональной активности. Нарушение нативной вторичной и третичной структуры ведет к денатурации белка, к нарушению его функций.

Противопоставление структурных и физиологических изменений было особенно характерно для того периода развития биологии, когда несовершенство методов исследования не позволяло наблюдать и изучать тонкую структуру живого вещества. Поэтому исследования нередко сводились к изучению изменений «физиологического состояния» клетки, органа, организма, о котором судили по интенсивности и характеру функций, процессов и реакций на воздействия различных факторов (отношение к температуре, свету, фотопериоду, чувствительность к ядам и т. д.). Исследования такого рода нередки и в настоящее время, в частности в области физиологии развития.

Не совсем правильное разграничение структурных и физиологических различий и изменений встречается как в отечественных, так и в зарубежных работах. Например, Синнот (1963 : 211) пишет, что в основе дифференцировки лежат физиологические изменения живого вещества. Он отмечает, что во многих случаях клетки, сходные по строению, могут отличаться физически, химически и по физиологической активности. Таким образом, здесь игнорируются структурные различия на низших уровнях, связанные с физиологическими, химическими и физическими различиями.

Применение новейших методов в биологии, успехи цитологии, цитофизиологии, молекулярной биологии, биохимии и других наук позволяют сделать вывод, что любое изменение физиологического состояния протоплазмы, клетки, организма связано со структурными изменениями (часто лабильными и обратимыми) на том или ином уровне. Довольно обычное выражение «физиологические изменения предшествуют морфологическим» все более утрачивает свой смысл с прогрессом методов исследования, с расширением пределов видимости (наблюдение невооруженным глазом, световая микроскопия, электронная микроскопия и т. д.).

Положение о единстве структуры и функции, морфологии и физиологии — необходимое следствие дарвинизма, одно из проявлений закона единства материи и ее движения. Это положение в целом уже давно утвердилось в биологии, в интерпретации высших уровней живого (начиная с клеточного и отчасти с субклеточного уровней). Но в связи с более поздним прогрессом знаний и методов изучения низших уровней жизни, в этой области еще не преодолено окончательно противопоставление структурных и функциональных изменений, хотя несостоятельность такого противопоставления становится все более очевидной. Так, В. А. Дорфман, в предисловии к русскому изданию книги Браше (1960 : 5—6) пишет: «В настоящее время выясняются важные аспекты регуляторных механизмов клетки, координации протекающих в ней процессов обмена, который становится „структурированным". Создается „морфология" обмена, соответствующая топографии метаболических механизмов, связанных с определенными клеточными структурами». А. Л. Курсанов и О. Н. Кулаева (1965) пишут, что на субклеточном уровне фактически стираются границы между цитологией, биохимией и физиологией.

Приведем некоторые примеры единства структурных и физиологических изменений на низших уровнях живого. А. Г. Пасынский (1963) указывает, что структуры, регулирующие биохимические процессы в организме, обладают тонкой изменчивостью в зависимости от условий протекания реакций. Большое значение имеет изменение проницаемости молекулярных поверхностей раздела для регулирования взаимодействия между ферментами и субстратами, разделенными этими поверхностями. Эти молекулярные слои лабильны, они легко изменяются при изменении состава среды.

Физиологические процессы зависят от структуры протоплазмы, а ее структура в свою очередь может меняться в результате этих процессов, сопровождающихся изменением электрического заряда, pH и rH, проницаемости и т. д. (см., например, Рубин, 1963, и др.). Иначе говоря, изменения, рассматриваемые нередко только как физиологические, включают и тонкие структурные изменения.

Наглядные примеры сопряженности физиологических и структурных изменений дает изучение растений при изменении водного режима, в условиях засухи и при восстановлении нормального водоснабжения (см., например, Водный режим растений в связи. . . с продуктивностью, 1963). Установлена связь между условиями водоснабжения и минерального питания, с одной стороны, и состоянием (структурой) протоплазмы и метаболизмом, с другой. В зависимости от условий водоснабжения и минерального питания изменяется соотношение процессов синтеза и распада, интенсивность фотосинтеза, величина и эффективность дыхания и т. д. Эти функциональные сдвиги связаны с изменениями структуры белковых молекул и протоплазмы в целом, в результате чего изменяется соотношение свободной и связанной воды, коллоидно-химическое состояние протоплазмы (см. например, Алексеев и Гусев, 1957; Жолкевич, 1961; Петинов, 1961, 1962, и др.).

Изменения физиологического состояния в зависимости от условий среды и в ходе возрастных изменений связаны с изменением структуры органических молекул (в частности, белков), их комплексов и всей протоплазмы. Так, гидратация и дегидратация коллоидов протоплазмы сопряжена с лабильными изменениями их структуры. Электролиты, pH, воздействуя на заряд белковых веществ протоплазмы, тем самым влияют и на их структуру, на процессы их гидратации, дегидратации и коацервации. Свойственная протоплазме структурная вязкость показывает наличие в ней организации, ориентировки ее компонентов; изменение же структурной вязкости при колебаниях температуры, pH и окислительно-восстановительного потенциала свидетельствует о сопряженности изменений физиологического и структурного состояния протоплазмы.

По мере прогресса методов исследований (в частности, в области изучения ультраструктур) все более выясняются структурные изменения, лежащие в основе тех или иных сдвигов физиологического состояния. Так, В. Ф. Машанский и К. А. Самойлова (1964) в значительной мере выявили те изменения ультраструктуры инфузорий, которые связаны с их УФ-заболеванием, описанным В. Я. Александровым. Им удалось, в частности, установить, что по мере увеличения дозы облучения, приводящего к нарушению питания и деления, и, наконец, к гибели инфузорий, происходят все более глубокие нарушения структуры митохондрий и цитоплазмы, тормозится или прекращается их набухание (гидратация), накапливается жир и гликоген, все более затрудняется их репарация. По их мнению, эти структурные изменения митохондрий связаны с нарушением функций окислительного фосфорилирования.

Структурная основа физиологических изменений часто не обнаруживается не только из-за того, что структурные изменения могут ограничиваться низшими уровнями, но, видимо, и вследствие периодичности, известной цикличности ряда процессов, характеризующихся определенными ритмами (особенно эндогенными ритмами с короткими периодами). О существовании ритмических изменений структур (на субмикроскопическом уровне) и функций говорят, в частности, исследования Франка (1962). Вследствие периодических (более или менее регулярных) изменений структур, носящих колебательный характер, интегральный эффект этих изменений за определенный (относительно небольшой) период может оказаться близким к нулю; периодические изменения структуры (например, структуры протоплазмы) взаимно погашаются. Однако все эти периодические структурные и физиологические изменения служат основой в целом необратимых возрастных изменений структур и функций.

В более длительные периоды обнаруживается определенная направленность физиологических и структурных изменений, нередко различная на разных этапах онтогенеза и в разных частях растений. В этих процессах, характеризующихся отчетливой направленностью, выявляется взаимосвязь структурных и физиологических изменений. Например, такие процессы метаболизма, как синтез нуклеиновых кислот, различных протеидов и других веществ протоплазмы, синтез пектиновых веществ, целлюлозы, образование их комплексов, их определенная ориентация и т. д. — все это одновременно и физиолого-биохимические, и структурные изменения. В результате этих и ряда других процессов происходят возрастные изменения клеток в фазах эмбриональной, растяжения и дифференцировки, образование и развитие всех клеточных и субклеточных структур — изменения эндоплазматической сети, образование рибосом, митохондрий (и изменение их структуры), утолщение и изменение состава и строения клеточной оболочки и т. д. (см, например, Обручева, 1965; Руководство по цитологии, 1965, и др.).

Таким образом, нет только структурных и только физиологических изменений, — они представляют собой разные стороны единого процесса жизнедеятельности. Так называемые физиологические изменения — это изменения функций, обмена и других физиологических показателей, связанные со структурными (обычно лабильными) изменениями на низших уровнях живого.

Итак, любые возрастные изменения (как и все жизненные процессы) представляют собой единство структурных и физиологических изменений. Однако соотношение между теми и другими может быть различным. Если наиболее отчетливым результатом (интегральным эффектом) каких-либо процессов является изменение физиологического состояния, а структурные изменения незаметны или менее заметны (при применении более грубых методов исследования), ограничиваясь низшими уровнями (молекулярным и надмолекулярным), то такие изменения рассматриваются как физиологические. Если же основной эффект изменений — преобразование структур и особенно макроструктур, то эти изменения называют структурными (хотя и они составляют лишь одну сторону морфо-физиологических изменений). Разделение изменений на структурные и физиологические, отражающее реальные различия между изменениями разного типа, полезно в ряде случаев в аналитических целях; но при интерпретации общих закономерностей жизни и развития организмов его, очевидно, уже нельзя признать удовлетворительным.

V. Проблема обратимости развития

Согласно теории стадийного развития, последнее является необратимым. Но это положение уже давно было подвергнуто сомнению (см., например, Первис и Грегори, 1937, — цит. по: Уайт, 1949; Purvis, 1961; Ефейкин, 1940, 1947, 1956 и др.; Сабинин, 1963, и др.).

Представление о полной необратимости развития вряд ли можно согласовать с дарвинизмом, так как это свойство уменьшало бы приспособительные возможности организма.

Частичную обратимость развития следует, видимо, рассматривать как одно из проявлений приспособляемости организмов к колебаниям условий среды (например, погодных факторов).

Экспериментальные данные, полученные многими исследователями, подтверждают представление об известной обратимости развития. Так, А. К. Ефейкин пришел к выводу об обратимости стадии яровизации (если она не завершена) при воздействии повышенной температуры. В. И. Разумов (Разумов и Олейникова, 1959; Разумов, 1961) также показал частичную обратимость стадийного развития и отмечал присло-

собительное значение этого явления (сохранение зимостойкости). А. С. Кружилин (1962) признает возможность некоторой обратимости развития — при обратном переходе от генеративного развития к вегетативному в результате сдвига обмена веществ (при изменении условий).

Сабинин (1963) считал, что при детерминации судьбы меристематических зачатков «. . . происходит накопление вещества, оказывающего соответствующее действие на эмбриональную ткань» (стр. 161). «При измененных внешних условиях и вызванных этим изменением сдвигах в обмене веществ физиологически активные вещества, накопившиеся в меристеме до порога эффективной концентрации, могут подвергнуться превращениям. . . лишающим их активности. В таком случае меристема приходит в состояние, аналогичное имевшемуся до начала детерминационных процессов» (стр. 161). «Речь идет не об обратимости в физически точном смысле слова. Последнее понимание обратимости — это представление о возврате системы, процесса в точности к исходному состоянию через те же самые элементарные этапы, которые были пройдены в одном направлении. Обратимости в таком смысле слова вообще нет в природе, нет ее, конечно, и в процессе развития организма» (стр. 161—162). Можно только согласиться с таким пониманием обратимости развития.

Но некоторые исследователи дают иную интерпретацию изменениям формообразовательной деятельности меристем. Так, например, Казарян (1952), когда он еще стоял на позициях теории стадийного развития, объяснял переход цветущих растений к вегетативному росту (при перемещении их в условия неблагоприятного фотопериода), тем, что не все клетки конуса нарастания прошли световую стадию. Иначе говоря, израстание соцветий он связывал не с обратимыми изменениями клеток меристемы, а с их стадийной разнокачественностью, с наличием в верхушечной меристеме части клеток, не завершивших световой стадии развития. Впоследствии, отказавшись от теории стадийного развития, Казарян (1959) объяснял израстание соцветий отсутствием у меристемы возрастных (и стадийных) изменений, ее онтогенетической молодостью и изменением ее формообразовательной деятельности лишь в зависимости от качества веществ, поступающих в меристему из листьев, в разных условиях.

В. К. Василевская (1963) отмечает, что вопреки мнению физиологов о глубоких изменениях всей меристемы конуса нарастания при переходе в репродуктивную фазу, анатомические исследования показали, что вегетативные и генеративные органы возникают путем деления небольшого очага клеток наружных слоев конуса нарастания. Поэтому следует думать, что накопление веществ, обусловливающих образование цветка или листьев, происходит лишь в небольших очагах конуса нарастания. Таким образом, «обратимость» развития (переход конуса нарастания от образования органов цветка к образованию вегетативных органов при изменении длины дня) Василевская объясняет сохранением части меристемы в исходном состоянии, а не обратимыми изменениями ее клеток.

Признавая важность этих данных и соображений, мы хотели бы подчеркнуть, что они не снимают полностью вопроса об обратимости изменений конуса нарастания как целого (при смене условий развития), хотя степень и характер этих изменений, очевидно, различны в его разных участках. Ведь любые локальные формообразовательные процессы целостного организма, хотя они и сосредоточены в определенных участках его, в большей или меньшей степени определяются всей его жизнедеятельностью. Поэтому можно думать, что обратимый переход конуса нарастания к образованию вегетативных органов связан с обратимыми изменениями его состояния под влиянием сдвигов метаболизма растения (при изменении условий среды). Частичная обратимость развития здесь выражается, следовательно, в обратном переходе конуса нарастания к образованию вегетативных органов и, видимо, в таких сдвигах метаболизма конуса нарастания, которые в известной мере приближают его к состоянию, характерному для более ранних этапов онтогенеза.

Вопрос об обратимости развития достаточно сложен. Недостаточно установить сам факт обратимости, надо выяснить ее степень, характер и условия осуществления. Видимо, необходима разработка классификации различных процессов обратимости развития.

Сильно схематизируя, развитие, сочетающее обратимость и необратимость, можно уподобить движению колеса. Вращение колеса на какой-либо поверхности обусловливает его поступательное движение (перемещение в пространстве). Соответственно этому циклы в развитии организма служат основой его необратимого в целом онтогенеза.

В движении колеса сочетается обратимость и необратимость. Обратимость, цикличность движения, является здесь условием (формой осуществления) перемещения колеса (его поступательного движения), а последнее делает обратимость, цикличность движения, частичной, неполной, относительной (обратимость в смысле изменения положения любой точки колеса относительно центра вращения, но необратимость в силу перемещения всего колеса в одном направлении благодаря его поступательному движению).

Соотношение обратимых и необратимых процессов в движении колеса, как и в развитии организма, может быть различным. У колеса это соотношение зависит от относительных скоростей поступательного и вращательного движения, которые изменяются, например, в зависимости от свойств поверхности, по которой движется колесо, или от степени контакта колеса с поверхностью. В пределе мы получим вращение колеса на месте, что соответствует состоянию более или менее полной обратимости.

Большинство исследователей известную обратимость стадийных изменений связывает с обратимостью процессов метаболизма, определяющих последующие уже не-

обратимые морфологические изменения. Мы полагаем, что обратимость в известной мере распространяется и на лабильные структурные изменения (на низших уровнях), которые, очевидно, сопряжены со сдвигами метаболизма на той или другой стадии развития.

Это заключение подтверждается данными микроскопического и ультрамикроскопического изучения клеток и их структурных элементов, результатом исследования клеток с применением биохимических, физико-химических и физических методов исследования (Руководство по цитологии, 1965).

Одно из давно известных проявлений обратимости ряда структурных изменений — переходы золя протоплазмы в гель и обратно. Такие переходы наблюдаются при проникновении в клетку кальция, при раздражении. Образование геля, по-видимому, связано с ассоциацией отдельных участков фибриллярных и мембранных структур цитоплазмы и формированием цитоплазматической сети (Руководство по цитологии, 1965 : 476).

Довольно значительной лабильностью обладают субклеточные структуры. Их изменения во многом определяют изменения физиологических процессов. Так, эргастоплазма (сеть двойных мембран в протоплазме, которой приписывают важную роль в распределении и обмене веществ) редуцируется при голодании и переходе клеток от роста к дифференцировке, а при усиленном питании и регенерации происходит ее новообразование.

Большие изменения в зависимости от величины pH, осмотического давления, температуры, условий питания испытывают митохондрии, важная роль которых в обмене веществ и энергии клеток несомненна. При голодании их становится меньше, при хорошем питании количество их возрастает (см., например, Гистология, 1963). Недостаток определенных питательных элементов, повреждающие агенты влияют на структуру и функции митохондрий (см., например, Бушуева, Семихатова, Берс, 1963; Машанский и Самойлова, 1964; Машанский, Семихатова, Бушуева, 1965; Руководство по цитологии, 1965).

Взаимосвязь физиологических и структурных изменений и их более или менее полная обратимость проявляются при паранекрозе и других типах повреждений клеток (см. Александров, 1964 и др.). При паранекрозе происходит обратимое укрупнение субмикроскопических частиц в цитоплазме и ядре. В. Я. Александров отмечает обратимость физиологического возбуждения — нормального эквивалента паранекроза. Опираясь на литературные и собственные данные, он констатирует наличие обратимых структурных изменений при различных повреждениях (изменение конфигурации белковых молекул при обратимой тепловой денатурации и т. д.). Вместе с тем он указывает, что обратимость изменений при повреждениях может быть более или менее полной.

Таким образом, на низших уровнях (надмолекулярном и особенно молекулярном) между структурными и физиологическими изменениями обнаруживается особенно тесная сопряженность, проявляется лабильность тех или других.

Известная лабильность, та или иная степень обратимости присущи структурным изменениям и на клеточном, тканевом и других более высоких уровнях. Например, некоторая (хотя и далеко не полная) обратимость структурных изменений наблюдается при дифференцировке «постоянных» специализированных тканей, образовании опухолей, каллюсов, очагов меристемы.

Значительная лабильность, обратимость структурных изменений свойственна многим одноклеточным. Так, организмы рода *Naegleria* являются амебоидными на относительно сухом субстрате в присутствии бактерий, а в более или менее чистой воде они превращаются в жгутиковые клетки. При подсыхании среды и увеличении концентрации солей они снова переходят в амебоидную форму (см. Уоддингтон, 1964 : 163).

Итак, из сопряженности физиологических и структурных изменений следует, что противопоставление обратимых изменений функционального состояния (ослабление и интенсификация определенных процессов жизнедеятельности и т. д.) необратимым структурным возрастным изменениям не может быть абсолютным. Конечно, возможны изменения характера и интенсивности функций в пределах одного возрастного этапа, но в ряде случаев они могут представлять собой составную часть возрастных изменений (процессов детерминации, старения и омоложения).

Если представление об обратимости физиологических и сопряженных с ними структурных изменений достаточно обосновано фактическими данными, то характер этой обратимости еще не вполне ясен. Обратимые изменения какой-либо системы (клеточной органеллы, клетки и т. д.) могут быть результатом обратимых изменений составляющих ее элементов или относиться в основном к системе в целом. Так, например, при таянии льда и замораживании образовавшейся при таянии воды происходят обратимые изменения агрегатного состояния воды, хотя отдельные компоненты ее (например, кристаллики льда и их комплексы) подвергаются необратимым изменениям и не восстанавливаются в прежнем виде при возврате к исходным условиям. Подобно этому, в ряде процессов в организме (например, при репарации после повреждения) известная обратимость, очевидно, возможна и в том случае, если структурные элементы целого (клетки, клеточной органеллы и т. д.) не испытывают обратимых изменений, а преобразуются в той или иной степени или даже подвергаются деструкции и замещаются вновь образующимися, аналогичными им элементами (обеспечивающими возврат системы к исходному состоянию).

При различной степени обратимости (или необратимости) изменений элементов системы последняя может подвергаться обратимым изменениям, если состояние ее обусловлено не индивидуальными особенностями каждого из ее элементов, а их более общими свойствами и интегральным эффектом их взаимодействия. Таковы, например, обратимые изменения газов и жидкостей при изменении (в определенных пределах) давления и температуры. Возврат систем к исходному состоянию в этих случаях обусловлен не обратимостью каждого единичного процесса, а представляет собой результат множества таких процессов (т. е. обусловлен статистическими закономерностями).

Следует подчеркнуть, что даже в тех случаях, когда возможны обратимые изменения не только системы в целом, но и ее отдельных элементов того или иного уровня (например, восстановление исходного состояния клеточных структур при незначительных повреждениях), обратимость не может быть полной, абсолютной. Структурные и физиологические изменения, обратимые в одних отношениях, необратимы в других. Степень их обратимости бывает различной, но полный возврат к старому невозможен.

VI. Сущность детерминации

В эмбриологии животных и физиологии развития растений довольно давно возникло представление о том, что изменениям формообразования на протяжении онтогенеза предшествуют этапы физиологических изменений — периоды детерминации (см., например, Сабинин, 1940, 1963; Токин, 1959; Браше, 1960, 1961; Бляхер, 1962; Шмальгаузен, 1964, и др.).

Д. А. Сабинин (1963), опираясь на литературные данные, проанализировал явления детерминации в развитии растений, в частности у яйцеклетки водорослей сем. *Fucaceae* (стр. 91—99). Под влиянием тех или иных факторов (например, одностороннего освещения) происходит поляризация яйцеклетки, которая определяет положение клеточной стенки, возникающей в результате ее первого кариокинетического деления. Эта клеточная стенка разграничивает часть растения, дающую ризоиды, от других его частей.

Поляризацию яйцеклетки Сабинин рассматривает как процесс детерминации — изменение ее физиологического состояния, определяющее последующие видимые морфологические изменения. Различными воздействиями можно добиться переориентировки оси полярности, что, по Сабинину, говорит о лабильности детерминации, на основе которой начинается уже необратимый процесс структурообразования.

Сабинин (1963 : 149—151) указывает, что еще Клебс установил наличие процессов детерминации при переходе растения к образованию репродуктивных органов. Как обратимый процесс детерминации Сабинин рассматривает яровизацию. К детерминации он сводил и воздействие соответствующих фотопериодов на растение (стр. 166).

Сабинин пишет о детерминации как о физиолого-биохимическом процессе. Но говоря о заслуге Клебса в обнаружении детерминации при переходе к цветению, он отмечает: «Еще не представляется возможным указать точно химические соединения или структурные изменения, обусловливающие эту перестройку деятельности меристем» (стр. 150). Иначе говоря, он, очевидно, уже допускал роль структурных факторов в детерминации.

В свете современных данных о сопряженности структурных и физиологических изменений на субклеточном уровне, по-видимому, не совсем верно сводить детерминацию только к физиологическим изменениям; она связана и со структурными изменениями на низших уровнях. Хотя сущность этих изменений еще недостаточно ясна, о наличии их имеется ряд данных (см., например, Ball, 1946, 1952; Skoog a. Miller, 1957; Das и др., 1958; Браше, 1960, 1961; Бутенко, 1960, 1964; Blakely, 1964; Уоддингтон, 1964; Wardlaw, 1965; Jeaman, и др., 1965, и др.). В яйцах ряда беспозвоночных и позвоночных обнаружено неравномерное распределение ряда веществ и структурных элементов протоплазмы. Установлено неравномерное распределение в яйцах митохондрий (и других клеточных органелл) и соответственно этому содержащихся в них ферментов.

Обнаружено соответствие градиентов распределения клеточных структур и веществ, градиентов активности метаболизма (окислительно-восстановительные процессы, белковый обмен и т. д.) и морфологических градиентов (закономерные изменения формообразовательных потенций от анимального к вегетативному и от дорсального к вентральному полюсу).

Все эти данные свидетельствуют о наличии структурной основы процессов детерминации. Об этом же говорит изменение ультраструктуры и градиентов в яйцах и зародышах в процессе морфогенеза.

У яиц ряда животных (амфибии) обнаружен полярный градиент РНК, которой (в сочетании с белками) приписывают важную морфогенетическую роль (градиент РНК коррелирует с морфогенетическими градиентами).

При центрифугировании или переворачивании развивающихся яиц в них изменяются градиенты распределения веществ, клеточных органелл и соответственно этому морфогенетические градиенты. Развитие при этом может существенно нарушаться.

Все эти данные свидетельствуют о значении изменений ультраструктуры (на молекулярном и надмолекулярном уровнях) в процессах детерминации и показывают, что так называемые физиологические изменения связаны со структурными, хотя бы на низших уровнях.

Связь явлений детерминации с определенными структурами вытекает также из того, что наследственность имеет определенную структурную основу (которая

все более раскрывается благодаря успехам в изучении нуклеиновых кислот, белков и ферментов и их взаимосвязи в синтетических процессах).

Среди различных типов морфогенеза Уоддингтон (1964) отмечает воспроизведение тех или иных структур на матрицах, образование структур в результате взаимодействия факторов, определенным образом ориентированных в пространстве и др. Он указывает на значение поляризации яйца под влиянием силы тяжести (обусловливающей, в частности, скопление желтка у вегетативного полюса) для процесса развития. По его данным, в некоторых случаях (например, у водоросли *Micrasterias*) с помощью электронного микроскопа удается обнаружить динамическую волокнистую структуру, имеющую морфогенетическое значение.

Уоддингтон (вслед за эмбриологами) придает большое значение морфогенетическим полям. По его мнению, эти поля могут воздействовать на морфогенез и определять его локальные различия, влияя на распределение веществ и интенсивностей метаболизма. Образование тех или иных органов зависит от общей системы поля, на которое клетки реагируют в соответствии со своей компетенцией (детерминацией). Поле он рассматривает как элемент предструктуры, из которой развиваются окончательные структуры.

Значение полярности в развитии рассмотрел Синнот (1963). Он различает три стороны полярности: 1) ориентацию живой материи, определяющую неравномерный рост в разных направлениях, контроль плоскостей деления клеток и т. д.; он полагает, что такого рода полярность может определяться ориентацией мицелл, субмикроскопических структур или другими структурными факторами на молекулярном и субмолекулярном уровнях; 2) вторая сторона полярности — аксиальность (нередко наблюдающееся симметричное развитие относительно оси; 3) третья сторона полярности — полярные различия на двух концах оси; только при наличии морфологических и физиологических градиентов между концами оси развиваются сложные формы.

Все формы полярности, по Синноту, могут быть изменены воздействием внешних факторов. Во многих случаях доказано возникновение полярности и градиентов под влиянием градиентов факторов внешней среды. Полярность имеет генетическую основу.

Таким образом, возникновение (или усиление) и изменение полярности оказывает большое влияние на характер развития организмов.

Все эти данные прямо или косвенно свидетельствуют о наличии структурной основы детерминации, о ее связи со структурными изменениями, хотя бы на низших уровнях (и потому не всегда заметными).

Периоды детерминации составляют закономерные этапы в онтогенезе животных и растений. Процессы детерминации — это определенные физиологические и структурные изменения (на низших уровнях), предопределяющие «видимые» морфо-физиологические изменения на более высоких уровнях (изменение характера и интенсивности роста, размножения и дифференцировки клеток, гистогенеза и органогенеза).

В познании структурных основ детерминации, видимо, известную роль могут сыграть исследования действия физиологически активных веществ и других морфогенных факторов на протоплазматические структуры на разных этапах морфогенеза. В этом плане нам представляются интересными исследования А. М. Алексеева с сотрудниками, касающиеся влияния условий водоснабжения, минерального питания и физиологически активных веществ на состояние и структуру белков протоплазмы.

А. М. Алексеев и Г. И. Пахомова (1965) изучали изменения белков меристемы точек роста и зачаточных листьев побегов томата при опрыскивании их нефтяным ростовым веществом (раствор нафтеновых кислот) в фазе бутонизации и начале цветения. Они констатировали изменение физико-химических свойств белков меристемы, увеличение их гидратации (и, в частности, хемогидратации ранее скрытых гидрофильных групп), т. е. увеличение количества коллоидно связанной воды; стимуляцию роста и повышения урожая. По их данным, указанные изменения состояния белков связаны с растягиванием белковых глобул и спиралей макромолекул белка и с другими структурными изменениями белков. Авторы приходят к выводу, что ростовые вещества действуют главным образом не на свойства оболочек клеток, а на белки протоплазмы.

Такого рода данные, видимо, позволяют утверждать, что в познании процессов детерминации (и других структурных и физиологических изменений) наряду с электронномикроскопическими, цитохимическими и другими исследованиями существенную роль должно сыграть изучение структурных изменений белков и прочих компонентов протоплазмы.

Заключение

Проблема возрастных изменений, их закономерностей и факторов, представляет собой одну из наиболее сложных проблем биологии. Успешная ее разработка, на наш взгляд, возможна лишь при последовательном применении в этой области ряда идей и принципов биологии,— таких как взаимосвязь внешних и внутренних факторов в развитии, представление о расчлененности развития на ряд этапов (фаз, стадий), единство формы и функции, структурных и физиологических изменений. Большое значение имеет и правильное решение вопроса о соотношении обратимости и необратимости в развитии.

Недостаточная разработанность проблемы возрастных изменений проявляется уже в том, что само содержание и объем этого понятия различными исследователями толкуются по-разному. Так, например, из числа возрастных изменений часто исключают те или иные онтогенетические структурные и физиологические изменения.

Исключение из числа возрастных всех онтогенетических, физиологических и структурных изменений приводит к тому, что понятие возрастных изменений утрачи-

вает свое реальное содержание. Возрастные изменения (понимаемые только как старение и омоложение), «очищенные» от структурных и физиологических изменений в онтогенезе, приобретают почти мистический смысл и могут быть «объяснены» лишь такими факторами, как расходование жизненной силы и т. п. Как первопричина, сущность, содержание возрастных изменений (старения и омоложения) при этом рассматриваются какие-то внутренние изменения (например, изменения потенциала жизнеспособности клеток и организма в целом), а все другие онтогенетические изменения (морфологические и физиологические) считаются лишь их показателем, пассивным следствием, проявлением (морфогенетические циклы побегов, изменения побегов последовательных порядков и т. д.). Изменения пассивной формы (возрастные признаки) мыслятся лишь как результат изменения содержания, сущности. Сущность же возрастных изменений «очищается» от их проявлений и оказывается непознанной.

Подобная концепция довольно отчетливо выражена в теории циклического старения и омоложения Н. П. Кренке и представляет ее главный недостаток. В трактовке возрастных изменений для нее характерен известный отрыв формы от содержания, явлений от сущности, причины от следствия, структуры от процессов (изменения потенциала жизнеспособности). На наш взгляд, это в значительной мере объясняется преобладанием в данной теории не причинного анализа возрастных изменений, а описания преимущественно их внешней, морфологической стороны.

В действительности, совокупность взаимосвязанных морфологических и физиологических изменений в онтогенезе представляет собой не только следствия, проявления, но и причины, содержание, сущность возрастных изменений.

Сторонники учения о стадийном развитии, как правило, также исключают из числа возрастных изменений существенные онтогенетические процессы — органогенез и его детерминацию (стадийные изменения по Лысенко). Возрастные изменения (обычно понимаемые только как старение и омоложение) и в этом случае в значительной мере утрачивают свое реальное содержание.

Теория стадийного развития породила представление о стадийных изменениях, отличных от возрастных, о стадийном возрасте, не совпадающем с обычным возрастом, о стадийном старении, неравнозначном обычному старению, о двух типах онтогенетических изменений — возрастных и стадийных.

Бесспорно, что в развитии организма можно выделить изменения, различные по своему характеру. Так, в некоторых процессах развития (например, в явлениях детерминации) наиболее заметны физиологические изменения, а структурные ограничиваются низшими уровнями, в других особенно выражены преобразования структуры (макроструктуры). Но единство, общность в многообразии онтогенетических изменений заключается в том, что все типы, этапы онтогенетических изменений являются возрастными.

Представление о стадийных изменениях, отличных от возрастных, связано с метафизическим противопоставлением разных процессов, сторон развития, с непониманием их общности.

В этом отношении теория стадийного развития обнаруживает некоторое идейное родство с учением о зародышевой плазме и соме. Это учение построено на ряде реальных фактов — различиях между эмбриональными и дифференцированными клетками, разновозрастности клеток дифференцированной многоклеточной особи, различных направлениях и темпах развития (дифференциации клеток) в целостном организме. Но недостаток этого учения (во всяком случае в его первоначальной форме) заключается в преимущественно аналитическом подходе. В этом учении зародышевые (эмбриональные, меристематические) и соматические клетки (и ткани) представлены как две особые субстанции, сущности, а не взаимообусловленные части единого целого — организма, результат его дифференциации.

Известное сходство теории стадийного развития (особенно в ее более поздней интерпретации) с учением о зародышевой плазме заключается, во-первых, в расчленении онтогенеза на две особые линии развития, стадийные и возрастные, имеющие к тому же разных носителей — меристему (аналог зародышевой плазмы) и дифференцированные ткани (аналог сомы); во-вторых, в признании у меристемы только стадийных, но не возрастных изменений, т. е. некоторое уподобление ее вечно молодой зародышевой плазме.

Для понимания сущности возрастных изменений необходимо уяснить соотношение структурных и физиологических изменений в жизненном цикле.

Давно установлена взаимосвязь физиологических и структурных изменений в развитии организма. Физиологические изменения, изменения метаболизма, составляют основу морфогенеза на всех его этапах, а структурные изменения в свою очередь создают новую ситуацию для метаболизма, вызывают изменения физиологического состояния организма.

Однако взаимосвязь структурных и физиологических изменений нередко представляли лишь в виде последовательной смены физиологических сдвигов и преобразований структуры, обусловливающих друг друга. Подобные представления отчасти сохранились и до сих пор. Так, нередко говорят о физиологических изменениях (например, в метаболизме), предшествующих морфологическим.

Но исходя из положения об единстве формы и функции, следует говорить не только о взаимосвязи физиологических и структурных изменений, а об их полной сопряженности. И действительно, исследования ультраструктуры клеток с применением современных методов (электронная микроскопия и др.) показали, что изменения физиологического состояния неразрывно связаны с изменением структурных компонентов

протоплазмы на молекулярном и надмолекулярном уровнях. Эти открытия имеют большое значение для понимания сущности возрастных изменений, в частности процессов детерминации разных этапов морфогенеза. Теперь уже можно довольно определенно говорить о структурной основе процессов детерминации.

В свете современных данных все более обнаруживается известная условность разделения изменений на структурные и физиологические. Все процессы в организме представляют собой единство структурных и физиологических изменений на том или ином уровне. Лабильность и обратимость — свойства, которые прежде нередко приписывали только функциональным (физиологическим) изменениям, присущи и сопряженным с ними изменениям структуры, особенно на низших уровнях. Та или иная степень лабильности, обратимости отмечена и для структурных изменений на более высоких уровнях.

Так называемые физиологические изменения, даже лабильные и обратимые (например, процессы детерминации) являются возрастными, если они составляют закономерные звенья онтогенеза.

Данные о сопряженности физиологических и структурных изменений показывают, что возрастные изменения всегда представляют собой единство структурных и физиологических на том или ином уровне.

В связи со сказанным следует остановиться на трактовке в теории стадийного развития соотношения структурных и физиологических изменений в онтогенезе.

Согласно этому учению (и другим концепциям Т. Д. Лысенко), основой жизни, развития, наследственности является обмен веществ. Эта точка зрения противопоставляется учению классической генетики о структурных основах наследственности и развития, которое было объявлено метафизическим и идеалистическим.

Концепция о структурной основе наследственности (о наследственном веществе с его иерархией наследственных единиц) в своей первоначальной форме (в XIX в.) еще не имела достаточной фактической основы; эта концепция была натурфилософской, метафизической. Наследственность отождествлялась с определенными единицами наследственного вещества, по существу автономными, не развивающимися и тем не менее обусловливающими развитие организма. Но и в этой концепции был тот положительный момент, что она отражала аналитический подход к наследственности и ориентировала исследователей на изучение ее структурных основ.

По мере накопления фактических данных недостатки этой концепции наследственности постепенно преодолевались. Успехи в изучении ядерных и цитоплазматических компонентов клеток, их изменений в процессе роста, развития и размножения, а особенно новейшие достижения биохимии, молекулярной биологии и цитологии в раскрытии структурных и биохимических основ наследственности показали, что наследственные структуры при их относительной устойчивости обладают динамичностью. Эти структуры не отгорожены непроходимым барьером от организма как целого, от его метаболизма, они воспроизводятся благодаря обмену веществ, их устойчивость — не результат их статичности, а следствие устойчивости метаболизма (его временной и пространственной организации).

Наследственные структуры в этом отношении подчиняются тем же законам, что и любые структуры организма. Но это, конечно, не означает, что все структуры организма (в частности, специфические наследственные структуры) обладают одинаковой устойчивостью. Однако наиболее общий принцип обеспечения их устойчивости, очевидно, одинаков: их относительная стабильность носит динамический, а не статический характер.

Таким образом, современные данные открывают путь для полного преодоления метафизического противопоставления «статичной» формы (структуры) динамичным функциям, процессам и показывают их единство в жизни, развитии, наследственности.

Сторонники теории о стадийном развитии в свое время выступили против учения о наследственном веществе, о вечно молодой, неразвивающейся и нестареющей зародышевой плазме, противопоставив этому учению представление о наследственности и развитии как результате обмена веществ организма. Таким образом, концепция статичной структуры наследственности была заменена «динамической» концепцией о наследственности как функции обмена веществ. Но это означало лишь переход от одной метафизической крайности к другой. Вместо структуры основой жизни были объявлены функции, обмен веществ; и это произошло уже в то время, когда успехи биологии создали прочную основу для понимания жизни, наследственности, развития как единства структур и процессов, морфологии и физиологии, устойчивости и динамичности.

Правильная интерпретация возрастных изменений невозможна без решения вопроса о соотношении обратимых и необратимых процессов в развитии организмов.

У растений и животных известны ритмы жизнедеятельности, роста и развития. Эти периодические, циклические процессы иногда противопоставляют возрастным прогрессивным изменениям, характеризующимся определенной направленностью. Однако абсолютное противопоставление обратимых и необратимых процессов в организмах является неверным, метафизическим.

Возрастные изменения, как и развитие вообще, будучи в целом необратимыми, складываются из определенных циклов, каждый из которых в той или иной степени повторяет предшествующие (движение по спирали). Возрастным изменениям присущи определенные ритмы, периодичность. Эта периодичность проявляется как в сходстве возрастных циклов (онтогенезов) разных поколений, так и в развитии каждой особи — в росте и размножении поколений ее клеток, в образовании метамерных органов,

в морфогенетических циклах, связанных со сменой периодов активной жизнедеятельности и покоя и т. д. При этом, чем сильнее расчленен индивид, чем более его органы сходны с особями, чем ближе он к клону, тем явственнее обнаруживается в его развитии цикличность возрастных изменений (многократное повторение сходных, но не тождественных возрастных циклов).

В повторяющихся циклах (последовательные приросты побегов в длину и толщину, образование годичных колец и т. д.) проявляются некоторые обратимые процессы в развитии индивида. В основе этой обратимости — циклические изменения характера метаболизма и формообразования (например, при неоднократной смене периодов роста и покоя). Однако каждый из этих циклов есть вместе с тем звено необратимого в целом онтогенеза растения, его роста в высоту и толщину, усложнения его структуры и т. д.

Теория стадийного развития постулирует необратимость онтогенеза. Представление об обратимости развития при этом рассматривается как метафизическое. Однако этой теории свойственна другая крайность — метафизическое представление о полной необратимости развития. Между тем данные морфологии и физиологии, биохимии и цитологии, микробиологии и других наук показывают, что в жизнедеятельности и развитии организмов сочетаются элементы обратимости и необратимости. Поэтому обратимость развития, хотя она вполне реальна, никогда не бывает абсолютной. Предметом дискуссии и изучения, очевидно, должно быть не наличие или отсутствие обратимости, а ее степень и характер в зависимости от морфо-физиологических особенностей организмов (лабильности их структуры, характера дифференцировки и интеграции, механизмов регуляции их жизнедеятельности, морфогенеза и т. д.), от этапов их жизненного цикла и воздействия на них тех или иных факторов.

Следует подчеркнуть сложность проблемы обратимости, возможность самых различных соотношений между обратимыми и необратимыми процессами в жизни и развитии организмов. О значительной степени обратимости развития можно говорить, например, при возврате клеток, тканей или организма в целом к предшествующим возрастным состояниям (что, конечно, не означает полного возврата к исходным состояниям). Такой характер, видимо, носит омоложение клеток бактерий или дрожжей из стареющей культуры при пересеве на свежую питательную среду, при дедифференцировке ряда специализированных клеток и т. д. Но обратный переход конуса нарастания от образования генеративных органов к формированию вегетативных, конечно, не есть обратное развитие растения как целого; оно не возвращается к более раннему возрастному состоянию, а лишь меняет характер последующего роста и развития. Но эти изменения морфогенеза связаны, очевидно, с некоторыми обратимыми сдвигами во внутренней среде организма (изменение характера метаболизма и т. д.). Эти примеры могут служить иллюстрацией единства обратимости и необратимости в развитии, их различных соотношений и проявлений.

В данной статье мы вкратце рассмотрели некоторые спорные вопросы, относящиеся к проблеме возрастных изменений. Детальная разработка этих вопросов — задача будущего.

В заключение я хочу выразить искреннюю признательность М. Ф. Даниловой, М. М. Лодкиной, О. А. Семихатовой и Д. В. Лебедеву за ценные советы при подготовке этой статьи.

Литература

Авакян А. А. (1960). Биология развития сельскохозяйственных растений.— Александров В. Я. (1965а). Проблема авторегуляции в цитологии. II. Репарационная способность клеток. Цитология, 6, 2.— Александров В. Я. (1965б). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. журн., 7.— Александров В. Я. (1965в). Проблема авторегуляции в цитологии. III. Реактивное повышение устойчивости клеток к действию повреждающих агентов (адаптация). Цитология, 7, 4.— Александров В. Я., Д. Н. Насонов. (1940). Реакция живого вещества на внешние воздействия.— Алексеев А. М. (1937). Физиологические основы влияния засухи на растения.— Алексеев А. М. (1948). Водный режим растений и влияние на него засухи.— Алексеев А. М. и Н. А. Гусев. (1957). Влияние минерального питания на водный режим растений.— Алексеев А. М., Г. И. Пахомова. (1965). О связи водного режима с физико-химическими свойствами высокополимерных компонентов протоплазмы. Физиолог. раст., 12, 1.— Бауэр Э. С. (1935). Теоретическая биология.— Беккер З. Э. (1963). Физиология грибов и их практическое использование.— Биологические часы. (1964). Сб. статей.— Бляхер Л. Я. (1962). Очерки истории морфологии животных. — Бойсен-Иенсен П. (1938). Ростовые гормоны растений.— Браше Ж. (1960). Биохимическая цитология.— Браше Ж. (1961). Биохимическая эмбриология.— Бреслер С. Е. (1963). Введение в молекулярную биологию.— Бутенко Р. Г. (1960). Применение метода культуры изолированных верхушечных почек для изучения процесса роста и органогенеза растений. Физиолог. раст., 7, 6.— Бутенко Р. Г. (1964). Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений.— Бушуева Т. М., О. А. Семихатова и Э. П. Берс. (1963). Дыхание и окислительное фосфорилирование у митохондрий из проростков гороха, выращенных при разных условиях питания кальцием. Бот. журн., 11.— Бюннинг Э. (1961). Ритмы физиологических процессов («физиологические часы»). — Василевская В. К. (1962). Изменение анатомического строения верхушки побега в онто-

генезе космеи (*Cosmos bipinnatus* Cav. Бот. журн., 11.— Василевская В. К. (1963). Рецензия на книгу Д. А. Сабинина: Физиология развития растений. Бот. журн., 1.— Васильченко И. Т. (1965). Неотенические изменения у растений.— Вейсман А. (1918). Лекции по эволюционной теории.— Вилли К. (1964). Биология.— Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. (1963). Сб. статей.— Володарский Н. И. (1954). Теория стадийного развития и возрастность растений. Усп. совр. биолог., 37, 3.— Гистология. (1963). Под ред. В. Г. Елисеева.— Гребинский С. О. (1961). Рост растений.— Грудзинская И. А. (1964). Некоторые итоги изучения онтогенеза побегов дуба *Quercus robur* L. Бот. журн., 3.— Гунар И. И., Е. Е. Крастина, А. Е. Петров-Спиридонов. (1957). Ритмичность поглощающей и выделительной деятельности корней. Изв. Тимирязевск. с-х. акад., 4 (17).— Гупало П. И. (1954). Пути дальнейшего развития теории онтогенеза растений (к вопросу о теории возрастной цикличности). Усп. совр. биолог., 38, 1 (4).— Гупало П. И. (1957). Проблема онтогенетического старения и омоложения растений и ее значение в растениеводстве. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LXII (5).— Гупало П. И. (1959). О системе понятий (терминологии) по онтогенезу растений. Физиолог. раст., 3.— Гупало П. И. (1965). Значение возрастных изменений растений и управление ими в растениеводстве. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LXIX (6).— Данжар П. (1956). Цитология растений и общая цитология.— Догель В. А., Ю. И. Полянский, Е. М. Хейсин. (1962). Общая протозоология.— Досталь Р. (1956). Значение коррелятивных влияний корней и листьев в морфогенезе растений. Физиолог. раст., 3, 4.— Дубровицкая Н. И. (1961). Регенерация и возрастная изменчивость растений.— Дубровицкая Н. И. и А. Н. Кренке. (1953). О критике теории возрастной цикличности. Усп. совр. биолог., 36, 1 (4).— Ефейкин А. К. (1940). Влияние возраста черенка на развивающееся из него растение и вопрос о необратимом старении меристемы. ДАН СССР, XXVIII, 5.— Ефейкин А. К. (1947). Развитие растений из превентивных и адвентивных почек, отделенных от материнского растения. ДАН СССР, LVI, 7.— Ефейкин А. К. (1948). Меристема и ускорение плодоношения сеянцев путем прививки на плодоносящее растение. ДАН СССР, LIX, 1.— Ефейкин А. К. (1956). Онтогенез и меристема покрытосеменных растений. Диссерт. Л.— Ефейкин А. К. и П. С. Смирнов. (1966). Еще раз о так называемой стадийной разновозрастности тканей и органов растений. Бот. журн., 1.— Жинкин Л. Н. (1962). Обновление клеток в организме.— Жолкевич В. Н. (1961). Нарушение энергетического обмена у мезофитов в условиях водного дефицита. В сб.: Водный режим растений в засушливых районах СССР.— Залкинд С. Я. (1953). Жизнь клеток вне организма.— Залкинд С. Я. и В. Г. Заславский. (1962). Проблема адаптации клеток к условиям культивирования вне организма. Цитология, IV, 5.— Захаров А. Ф. (1963). Некоторые вопросы культивирования in vitro в связи с развитием генетики соматических клеток млекопитающих и человека. Усп. совр. биолог., 56,2 (5).— Зёдинг Г. (1955). Ростовые вещества растений.— Игнатьева И. П. (1965). О жизненном цикле стержнекорневых и кистекорневых травянистых поликарпиков. Бот. журн., 7.— Игнатьева И. П. (1966). Причины «вырождения» некоторых травянистых поликарпиков. Бот. журн., 3.— Иерусалимский Н. Д. (1951). Проблема онтогенеза бактерий и пути к ее разрешению. Тр. Инст. микробиолог. АН СССР, 1. — Иерусалимский Н. Д. (1963). Основы физиологии микробов.— Казарян В. О. (1952). Стадийность равития и старение однолетних растений. — Казарян В. О. (1959). Физиологические основы онтогенеза растений.— Кацнельсон З. С. (1963). Клеточная теория в ее историческом развитии.— Керкис Ю. Я. (1963). О мутационной теории старения организмов. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LXVIII (2).— Клебс Г. (1905). Произвольное изменение растительных форм.— Конарев В. Г. (1959). Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений.— Коршельт (1925). Продолжительность жизни, старость и смерть, 1—3.— Кренке Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения растений.— Кружилин А. С. (1962). О физиологической природе стадийности развития и зацветания растений. Бот. журн., 3.— Куперман Ф. М. (1957). О закономерностях стадийных, возрастных и органообразовательных процессов и их взаимосвязях в жизненном цикле высших покрытосеменных растений. В сб.: Итоги и перспективы исследования развития растений. Матер. II делегатск. съезда ВБО.— Курсанов А. Л. и О. Н. Кулаева. (1965). Современные тенденции развития ботаники (по материалам X Международн. бот. конгресса). Усп. совр. биолог., 59, 1.— Лавренко Е. М. (1964). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1.— Левин Г. Г. (1963). Жизневные циклы растений, их связи и эволюция. Бот. журн., 7.— Левин Г. Г. (1964). Индивидуальность и жизненные циклы растений. Бот. журн., 2.— Лилли В. и Г. Барнет. (1953). Физиология грибов.— Лысенко Т. Д. (1946). Агробиология.— Лысенко Т. Д. и И. И. Презент. (1935). Селекция и теория стадийного развития растений.— Макаров П. В. (1953). Основы цитологии.— Машанский В. Ф. и К. А. Самойлова. (1964). Действие ультрафиолетовой радиации на ультраструктуры клетки. Цитология, 6, 1. — Машанский В. Ф., О. А. Семихатова и Т. М. Бушуева. (1965). О связи морфологических и биохимических признаков повреждения митохондрий. Бот. журн., 5.— Медведев Ж. А. (1952). Проблема самообновления и старение внутриклеточных белков. Усп. совр. биолог., XXXIII, 2.— Миллер М. С. (1963). Зависимость

ксероморфной структуры растений от азотного обмена. В кн.: Водный режим растении в связи с обменом веществ и продуктивностью.— Модилевский Я. С. (1953). Эмбриология покрытосеменных растений. — Модилевский Я. С. (1963). Цитоэмбриология высших растений.— Модилевский Я. С. (1964). К проблематике цитоэмбриологии растений. Журн. общ. биолог., XXV, 4.— Молиш Г. (1933). Физиология растений как теория садоводства.— Мошков Б. С. (1961). Фотопериодизм растений.— Нагорный А. В. (1940). Проблема старения и долголетия.— Нагорный А. В. (1948). Старение и продление жизни.— Нагорный А. В., В. Н. Никитин, И. Н. Буланкин. (1963). Проблема старения и долголетия.— Никитин В. Н. (1962). О некоторых основных факторах онтогенеза. Уч. зап. Харьковск. инст., 131. Тр. Н-и. инст. биолог. и биолог. фак., 33—34.— Обручева Н. В. (1965). Физиология растущих клеток корня. — Овчинников Н. Н. и Н. И. Шиханова. (1964). Закономерности онтогенеза однолетних культурных злаков.— Панченко О. Н. (1962). Питание и обмен животных клеток в культуре. Усп. совр. биолог., 53, 2.— Пасынский А. Г. (1963). Биофизическая химия.— Петинов Н. С. (1961). Водный режим растений засушливых и полузасушливых зон. В сб.: Водный режим растений в засушливых районах СССР.— Петинов Н. С. (1962). Физиология орошаемых сельскохозяйственных растений.— Поплавская Г. И. (1937). Краткий курс экологии растений.— Работнов Т. А. (1947). Жизненный цикл многолетних травянистых растений и фенотипический состав их популяций в луговых ценозах. Диссерт., БИН, Л.— Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 6.— Работнов Т. А. (1954). Работы в области изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений в естественных ценозах. Вопр. ботаники, II.— Работнов Т. А. и Д. И. Алмазова. (1954). О причинах медленного развития молодых растений в луговых ценозах. ДАН СССР, XCIV, 2.— Разумов В. И. (1961). Среда и развитие растений.— Разумов В. И. и Т. В. Олейникова. (1959). Современное состояние исследований по яровизации. В сб.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов, II. Тр. конф., посвящ. 40-летию Великой Октябрьск. соц. рев., 8—14 X 1957.— Ростовцева З. П. (1963). Верхушечная меристема высших растений.— Рохлина Э. Я. (1936). Возрастные особенности дрожжевой клетки.— Рубин Б. А. (1963). Курс физиологии растений. Изд. 2-е.— Руководство по цитологии. (1965). I. Под ред. Л. Н. Жинкина и П. П. Румянцева.— Сабинин Д. А. (1940). Минеральное питание растений.— Сабинин Д. А. (1963). Физиология развития растений.— Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов.— Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LX (3).— Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений.— Серебряков И. Г. (1966). Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений (к истории вопроса). Бот. журн., 7.— Серебрякова Т. И. (1963). Строение и деятельность верхушки побега. Бот. журн., 5.— Синнот Э. (1963). Морфогенез растений.— Скрипчинский В. В. (1956). Основные проблемы онтогенеза растений в свете учения И. В. Мичурина, II. Эволюция, «стадийность» и жизненные фазы растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LXI, (5).— Скрипчинский В. В. (1963). Некоторые вопросы теории онтогенеза растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LXVIII, 3.— Смелов С. П. (1947). Биологические основы луговодства.— Смирнов П. С. (1965). Значение взаимодействия отдельных органов в цветении растений. Физиолог. раст., 12, 1.— Спирин А. С. (1962). Нуклеиновые кислоты и проблема биосинтеза белка. В сб.: Биологические аспекты кибернетики.— Сукачев В. Н. (1941). Влияние интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие. ДАН СССР, XXX, 8.— Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных.— Токин Б. П. (1959). Регенерация и соматический эмбриогенез.— Токин Б. П. (1963, 1965). Теоретическая биология и творчество Э. С. Бауэра. 1-е изд. (1963), 2-е изд. (1965).— Топачевский А. В. (1962). Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей.— Тринчер К. С. (1965). Биология и информация. Элементы биологической термодинамики.— Уайт Р. (1949). Возделывание сельскохозяйственных растений и окружающая среда.— Уайт Ф. Р. (1949). Культура растительных тканей.— Уоддингтон К. (1964). Морфогенез и генетика.— Ферворн М. (1911). Общая физиология и основы учения о жизни.— Франк Г. М. (1962). Саморегуляция клеточных процессов. В сб.: Биологические аспекты кибернетики.— Чайлахян М. Х. (1955). Целостность организма в растительном мире.— Чайлахяв М. Х. (1958). Основные закономерности онтогенеза высших растений.— Чайлахян М. Х. (1960). Закономерности онтогенеза и физиология зацветания высших растений. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2.— Чайлахян М. Х. (1964). Факторы генеративного развития растений.— Шенников А. П. (1950). Экология растений.— Шимкевич В. (1923). Биологические основы зоологии, I и II.— Шитт П. Г. (1958). Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений.— Шмальгаузен И. И. (1942). Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии.— Шмальгаузен И. И. (1961). Интеграция биологических систем и их саморегуляция. Бюлл. МОИП, отд. биолог., нов. сер., LXVI (2).— Шмальгаузен И. И. (1964). Регуляция формообразования в индивидуальном развитии.— Шмидт Г. А. (1951—1953). Эмбриология животных. I. Общая эмбриология (1951); II. Частная эмбриология (1953).— Энгельс Ф. (1952) Диалектика природы.— Яковлев М. С. (1960). Эмбриогенез и его значение для филогении растений. Комаровские чтения, XIII.— Яценко-Хмелевский А. А. (1961). Краткий курс анатомии растений.— Ball E. (1946). Development in sterile culture of stem tips and subjacent regions of *Tropaeolum majus* L. and *Lupinus albus* L. Amer. Journ. Bot., 33, 5.— Ball E. (1952). Morphogenesis of shoots after isolation of the shoot apex of *Lupinus albus*. Amer. Journ. Bot., 39, 3.— Blakely L. M. (1964). Growth and organized development of cultured cells. VI. The behavior of individual cells on nutrient agar. Amer. Journ. Bot., 51, 7.— Blakely L. M. a. F. C. Steward. (1964). Growth and organized development of cultured cells. VII. Cellular variation. Amer. Journ. Bot., 51, 8.— Das N. K., K. Patau a. F. Skoog. (1958). Autoradiographic and microspectrophotometric studies of DNA synthesis in excised tobacco pith tissue. Chromosoma (Berlin), 9, 7.— Goebel K. (1928). Organographie der Pflanzen. 3-е изд.— Hartmann M. (1947). Allgemeine Biologie, 3-е изд.— Hertwig O. (1909). Allgemeine Biologie. 3-е изд.— Jeoman M. M., A. F. Dyer a. A. I. Robertson. (1965). Growth and differentiation of plant tissue cultures. Ann. Bot., New ser., 29, 114.— Klaus N.-Z. (1961). Vernalisation und verwandte Erscheinungen. In Ruland's Handbuch der Pflanzenphysiologie. XVI. Aussenfaktoren in Wachstum und Entwicklung.— Klebs G. (1963). Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen.— Korschelt E. (1924). Lebensdauer, Altern und Tod.— Levin R. A. (ed.) (1962). Physiology and biochemistry of Algae.— Paecht K. u. F. Eberhardt. (1956). Altern und Zelltod. In Ruland's Handbuch der Pflanzenphysiologie, II, гл. VIII.— Purvis O. N. (1961). The physiological analysis of Vernalisation. In Ruland's Handbuch der Pflanzenphysiologie. XVI. Aussenfaktoren in Wachstum und Entwicklung.— Robbins W. J. (1958). Physiological aspects of aging in plants. В сб.: Fifty years of botany.— Skoog F. a. C. O. Miller. (1957). Chemical regulation of Growth and Organ Formation in plant tissues cultured in vitro. В кн.: The Biological Action of Growth Substances. XI. Symposia Society Exp. Biol.— Thimann K. V. (1955). The life of bacteria.— Vincent W. C. (1958). Physiology of fungi.— Wardlaw C. W. (1952). Morphogenesis in plants.— Wardlaw C. W. (1965). Organisation and Evolution in plants.— Weismann A. (1884). Über Leben und Tod.— Weismann A. (1913). Vorträge über Deszendenztheorie, 1 и 2.—

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 II 1966).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 581.526.426(470)

Леса СССР. Том I. Леса северной и средней тайги европейской части СССР. Изд. Сибирск. отд. АН СССР, главн. ред. А. Б. Жуков. М., 1966. 457 стр., Цена 2 р. 32 к.

A. A. NITZENKO (A REVIEW). THE FORESTS OF THE U. S. S. R. VOL. I. THE FORESTS OF THE NORTHERN AND THE MIDDLE TAIGA ZONES OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R. (1966)

Рецензируемая книга представляет собой первый том задуманного пятитомника, подготовляемого Институтом леса и древесины Сибирского отделения АН СССР. Необходимость такого издания очевидна. По лесам СССР, в сущности, нет единой достаточно подробной типологической сводки. Третий том издания «Растительность СССР», который предполагалось посвятить лесам, как известно, в свет не вышел. Необходимы и чисто справочные сведения лесохозяйственного и таксационного характера по отдельным областям и районам. Коллектив, подготовивший рецензируемую нами книгу, взял на себя большую и ответственную задачу, и выход книги следует всячески приветствовать. Вместе с тем именно сейчас, когда вышел в свет только первый том и готовятся остальные четыре, очень важно рассмотреть его критически и высказать пожелания, которые можно было бы учесть при работе над следующими томами.

Рассматриваемое издание — это не монография, а сборник, включающий статьи разных авторов. В первом томе, открывающем серию, вслед за предисловием главного редактора помещена общая статья П. В. Васильева «Экономическая характеристика лесов СССР, территориальное распределение и динамика лесного фонда». Далее следуют статьи, посвященные: лесам Севера (И. С. Мелехов), Мурманской области (И. С. Мелехов), Архангельской и Вологодской областям (И. С. Мелехов, В. Г. Чертовской, Н. А. Моисеев), Карельской АССР (Т. И. Кищенко, И. Ф. Козлов, Н. А. Лазарев), Ленинградской области (А. В. Давыдов), Новгородской области (А. В. Давыдов), Псковской области (А. В. Давыдов), Калининской области (А. Б. Жуков, А. П. Шиманюк), Ярославской области (А. Б. Жуков, А. П. Шиманюк), Костромской области (А. Б. Жуков, А. П. Шиманюк), Кировской области (А. К. Денисов), Марийской АССР (М. Д. Данилов) и Удмуртской АССР (Н. В. Напалков) — всего 13 статей. Построение их более или менее следует общему плану, но соотношение разделов и детальность освещения различных вопросов сильно разнятся во многих статьях.

Вводная статья включает общую характеристику значения лесов в народном хозяйстве СССР, сведения о формах использования древесины, о влиянии леса на климат и воды, данные об историческом развитии лесной промышленности и лесного хозяйства СССР. Далее приводится целый ряд цифр, характеризующих леса СССР (площади, запасы, продуктивность, состав по породам и т. п.) в целом и по категориям народнохозяйственного значения и землепользования. После этого следует ряд таблиц, рисующих распределение и характер лесного фонда по республикам и областям СССР, а также долю лесов СССР в мировых ресурсах. В заключение освещается изменение лесов за последнее время в целом и по районам, а также наличие и динамика резервных лесных площадей (вырубок, гарей) и ход их ввода в лесное хозяйство. К сожалению, здесь нет географического освещения материала по зонам и провинциям, хотя в некоторых статьях данные интерпретированы в этом плане.

В остальных статьях с различной степенью полноты приводятся общие характеристики природных условий каждого края, цифровые данные по общей лесистости и распределению лесов, составу пород, типам, бонитетам, классам возраста, иногда ботанические и лесоводственные характеристики отдельных типов леса, также данные по возобновлению и росту лесов, оборотам рубок, основным направлениям лесного хозяйства, лесным культурам и вообще вопросам воспроизводства лесов и т. д.

Из всего этого видно, что сборник задуман очень широко и должен отвечать интересам как лесоведов, так и специалистов всех отраслей лесного хозяйства и промышленности. Многочисленные и разнообразные справочные данные, которые в нем содержатся, буквально неоценимы. Приведенный выше перечень основных аспектов материала показывает большой диапазон охвата различных проблем. Можно только пожелать скорейшего выхода в свет остальных томов.

Однако, как уже было сказано, отдельные статьи далеко не равноценны. В следующих томах хотелось бы видеть больше единообразия в построении и соотношении материалов. Разумеется, в работах, написанных разными авторами, нельзя, да и не нужно, добиваться полного сходства. Сборник такого типа неизбежно будет иметь в себе нечто от альманаха, и индивидуальности авторов не могут не сказаться на подаче и освещении материала. Тем не менее в будущем желательно стремиться как к более равномерному характеру изложения, так и к «подравниванию» статей по отдельным разделам, взяв за образец построения и освещения каждого раздела именно те статьи, в которых он наиболее удачен. Именно с этой точки зрения и необходимо рассмотреть рецензируемый сборник.

Отметим прежде всего, что его название не вполне соответствует содержанию. Первый том называется: «Леса северной и средней тайги». Во вводной статье содержание этих понятий не рассматривается и не указываются принятые авторами границы северной и средней подзоны. В предисловии (стр. 6) говорится уже, что том включает очерк лесов севера и северо-запада европейской части СССР, центральных и восточных частей северной и южной тайги. Это уже вносит ясность и противоречит заглавию сборника. В дальнейшем же из текстов отдельных статей выясняется, что некоторые описываемые области даже с точки зрения самих авторов сюда не относятся. Так, о Псковской области сказано, что она целиком входит в зону хвойно-широколиственных лесов, о Ярославской. — что половина ее относится к южной тайге, а половина — к зоне смешанных лесов. Поэтому принцип подбора территорий, включенных в первый том, остается неясным.

Что касается построения, то здесь прежде всего надо заметить, что непонятен смысл помещения отдельной статьи «Леса Севера европейской части СССР». Она не характеризует никакой отдельной территории, а представляет просто краткую сводку основных данных и следующих статей о лесах Кольского полуострова, Карелии, Коми АССР, Архангельской и Вологодской областей. Можно было, конечно, избрать путь своего рода «макрорайонирования» и объединить описываемые области в естественно-географические группы, предпослав каждой группе общую характеристику. Но тогда, почему это не сделано для других напрашивающихся групп — группы северо-западных областей (Ленинградская, Новгородская, Псковская) и областей Верхнего Поволжья? Сейчас эта статья выглядит лишней.

Переходя к разбору отдельных статей, отметим чрезвычайную разнокачественность разделов, посвященных общей характеристике природных условий. Во-первых, они очень различны по объему. Так, в статье о лесах Кольского полуострова такого раздела вовсе нет, а в статье об Архангельской и Вологодской областях он занимает всего полстранички (для столь обширной территории!) из 80. Правда, как раз для этих территорий имеется обобщающая статья «Леса Севера», но и там этому материалу посвящено меньше страницы. А между тем в статье о Костромской области описание общих природных условий заняло 10 страниц из 21, т. е. около половины, в статье о Псковской области — тоже почти половину. Также очень детален этот раздел в статье о Марийской АССР, но здесь сам текст невелик, зато приведен ряд карт — агроклиматическая. геоморфологическая, почвенная. Ни в одной другой статье таких карт нет. А было бы, вероятно, лучше во всех статьях привести подобные карты, сократив во многих из них текст. В настоящем своем виде эти разделы в некоторых статьях слишком растянуты и перегружены подробностями, не имеющими прямого отношения к лесам и в дальнейшем никак с ними не увязанными — например, детальными характеристиками климата, гидрографической сети с указанием рек и их притоков, длины каждого из них и т. п. Это особенно относится к статьям о Ленинградской, Псковской и Новгородской областях. Пожалуй, наиболее удачен этот раздел в статье о Кировской области, где краткость сочетается с выпуклостью изложения и физико-географические данные хорошо увязаны с характеристикой лесов. Вообще эта статья выгодно выделяется своим более естественно-географическим характером.

Далее, авторы очень по-разному решают вопрос о месте данной территории в общих системах лесного, геоботанического и ландшафтного районирования. Этот вопрос немаловажен, в особенности в работе, где избран принцип характеристики чисто административных территорий, границы которых не являются естественными географическими рубежами. Для суждения о различиях в разных частях каждой территории и о связи особенностей лесов данной области с соседними необходимо все время рассматривать их на общем фоне, а этот вопрос еще затрудняется отсутствием таких обобщений во вводной статье. Однако опять-таки только в статье о лесах Кировской области дан хороший критический разбор границ подзон и естественных районов в трактовке разных авторов (Берг, Аверкиев, Курнаев, Хозабышев и Ефимова, Фокин) и обоснована собственная точка зрения автора. Такой же разбор, но гораздо более краткий, имеется также в статье о лесах Марийской АССР. Другие авторы либо ограничиваются указанием на место данной территории по «Геоботаническому районированию СССР», либо вовсе не касаются этой стороны. Например, в статье о Ленинградской области сказано только, что она входит в зону хвойных лесов; в статьях о Кольском полуострове и Костромской области этот вопрос вообще не затрагивается. Кроме того, при изложении материала в некоторых статьях выдержан зональный

принцип, в других он не выдержан. В статье о лесах Архангельской и Вологодской областей формации и типы леса охарактеризованы отдельно по каждой подзоне; также приведены данные о типологическом составе, площадях, запасах и бонитетах по типам. Приведена и карта подзон. Такие карты даны также для Карельской АССР. Однако даже для таких меридионально протяженных территорий, как Карелия и Коми АССР, дается лишь общая характеристика подзон, но описание типов ведется без учета зонального принципа (характеристика типов отдельно для каждой подзоны, кроме Архангельской и Вологодской областей, дана еще только для Кировской области). В статье о Ленинградской области, в отличие от других, дано подробное районирование, и характеристика лесов ведется по районам. Однако это скорее снижает четкость изложения. Во-первых, районов слишком много и они никак не увязаны с подзонами, поэтому их естественная группировка читателем не улавливается и сведения по отдельным районам затушевывают представление о лесах области в целом. Во-вторых, в характеристиках районов слишком много сведений, не относящихся к лесам (отдельный очерк природных условий каждого района, площади под покосами, выгонами, поселками и т. п.), что превращает этот раздел скорее в общее районирование области, дополненное данными о лесах.

В познании лесов чрезвычайное значение имеет типология. К сожалению, как раз типологические разделы, пожалуй, наиболее неравноценны при их сравнении в различных статьях. Прежде всего они опять-таки очень разнятся по объему и соотношению с другими частями. Так, в статье о Калининской области описанию типов лесов посвящено 14 страниц, тогда как все лесохозяйственные вопросы вместе (рубки, лесовосстановления, лесные культуры и т. п.) занимают всего 2 страницы. В статье о Ярославской области оба эти раздела примерно равны по объему, а в статьях об Удмуртской АССР и Костромской области вся типология умещается на половине странички, причем дается только перечисление преобладающих типов без всяких элементов характеристики.

Наиболее подробно освещены вопросы типологии в отношении Калининской области. Здесь для основных типов леса указаны состав пород, их соотношение по числу стволов и запасу, даны характеристики подлеска и травяного покрова, причем достаточно детальные — для некоторых типов, например, перечислено до 25—30 характерных травянистых видов. Использована литература как современная (работы Невского), так и весьма давняя — работы Флерова. Есть даже соображения относительно увязки описанных типов с типовой эколого-фитоценотической схемой В. Н. Сукачева. Однако этот очерк, весьма полный сам по себе, почему-то охватывает только типы лесов Центрального лесного заповедника (ЦЛЗ). Конечно, можно легко представить себе, что именно по этим лесам имеется наиболее детальный материал, но вряд ли правильно было принять леса ЦЛЗ за эталон лесов всей области и экстраполировать характеристику на территорию в целом, тем более для Калининской области, имеющей большое широтное протяжение и достаточно разнообразные физико-географические условия.

Характеристики основных типов лесов, хотя и менее подробные, даны также для Марийской АССР (с очень детальной таблицей — схемой классификации лесов), для Кировской области и еще более кратко для Коми АССР. Подобных таблиц не приводится ни в одной другой статье, о чем следует пожалеть. В статье о лесах Архангельской и Вологодской областей типы леса только перечисляются, но зато дана довольно подробная характеристика каждой лесной формации по всем подзонам в отдельности и для каждого типа приведены площади насаждений, запасы и бонитеты. В целом ряде работ типы лесов только перечисляются, но никакой характеристики им не дано. В статьях о лесах Кировской области, Удмуртской АССР и Кольского полуострова приведены таблицы площадей, занятых каждым типом. В статьях о Ленинградской, Ярославской, Костромской и Новгородской областях дается только одно перечисление, и оно не только без характеристик, но и без всяких таблиц, а в статье о Псковской области нет даже и перечисления типов, хотя бы преобладающих. Названия некоторых типов леса, правда, упоминаются в тексте в связи с вопросами лесовозобновления, но читателю остается неизвестным, все ли типы его здесь упомянуты или это случайные ссылки.

Очень слабая разработка типологической стороны во многих статьях тем более вызывает удивление, что по этим областям имеется достаточно обширная литература. Однако многие существенные работы остались неиспользованными и даже отсутствуют в списке литературы. Так, во всей статье о лесах Кольского полуострова имеется только одна ссылка на работу Кильмана 1890 г.; между тем как раз в этой статье характеристика типов леса отсутствует. Для характеристики лесов Коми АССР не использованы работы: Самбука «Печорские леса», Корчагина «Растительность северной половины Печорско-Ылычского заповедника», Юдина «Основные группы типов леса Коми АССР» и др. По лесам Карелии, типы которых вовсе не охарактеризованы в сборнике, опубликована работа Ускова «Типы лесов Карелии», ряд работ К. Н. Солоневича и Н. Г. Солоневич. При характеристике лесов Карелии, Кольского полуострова, Ленинградской, Псковской и Новгородской областей следовало бы использовать классический труд Ю. Д. Цинзерлинга «География растительного покрова северо-запада европейской части РСФСР». Отсюда можно было, например, почерпнуть хотя бы общие сведения о типах лесов Псковской области, которые остались даже не перечисленными. По Ленинградской области есть целый ряд отдельных работ, в частности работа С. Я. Соколова о типах леса Лисинского леспромхоза, его же совместно, с И. Н. Коноваловым и А. А. Корчагиным работа о нескольких лесничествах Парголовского лесхоза и др. Нет в списке литературы и таких работ, как «Заболачивание и типы лесов Котласского леспромхоза» С. С. Архипова, «Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области» З. Н. Смирновой, «К вопросу о типах леса по исследованиям в Тотемском уезде Вологодской губернии» А. А. Корчагина, «Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края» А. М. Леонтьева, «Еловые леса западного Притиманья» А. А. Корчагина, «Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области» З. Н. Смирновой и многих других, так или иначе освещающих типы лесов соответственных местностей. Помимо того, что использование этих работ могло бы существенно дополнить сведения о лесной типологии, весьма желательно, чтобы в капитальном издании, посвященном лесам СССР, список литературы носил справочно-библиографический характер и включал основные работы по лесам, а не только использованные кем-либо из участников сборника (иногда, очевидно, по чисто случайным соображениям). Лучше всего было бы предпослать каждой статье небольшой очерк истории исследования лесов данной территории с предельно кратким текстом, но с указанием главных работ. Быть может, целесообразно было бы в конце каждой статьи дать краткую библиографию основных работ, касающихся лесов территории, совершенно независимо от наличия или отсутствия ссылок в статье.

Надо еще заметить, что в обобщающем сводном издании необходимо проводить единые принципы типологии лесов. Иначе материал трудно будет сравнивать. Во всех статьях названия типов приблизительно сходны, и авторы в общем исходят из схем, разработанных В. Н. Сукачевым для хвойных лесов. Однако выпадает из общего плана статья о лесах Марийской АССР, где выделены боры, субори и тому подобные категории по принципам украинской лесотипологической школы.

Собственно лесоводственные и лесотаксационные материалы, иллюстрированные многочисленными статистическими таблицами, составляют, пожалуй, наиболее сильную сторону сборника. Однако и здесь они даны по статьям неравномерно. Особенно подробно разработаны эти разделы для Архангельской и Вологодской областей, где приводятся данные о распределении лесов по породам, классам возраста, бонитетам, даны таблицы запасов, материал о рубках, возобновлении, о санитарном состоянии лесов, лесных культурах, основных направлениях хозяйства в различных районах и т. п. Довольно детально такие сведения приводятся также для Карелии, Удмуртской АССР. В других статьях соответственные разделы изложены гораздо более бегло — например в статьях о лесах Калининской области, Коми АССР. О лесных культурах в Коми АССР сказано буквально 8 строчек, тогда как в некоторых других статьях этот вопрос выделен в самостоятельный раздел под особым заголовком.

Наконец, отметим, что в той же статье об Архангельской и Вологодской областях (вообще построенной по заметно особому плану) чрезвычайно много места уделено типологии вырубок. Само по себе это не вызывает возражений, хотя материал несколько излишне подробен в сравнении с общим фоном. Однако возникает недоумение, почему об этом вопросе ни слова не говорится ни в одной из остальных 12 статей, хотя такие материалы имеются (например, по Ленинградской области).

В заключение надо повторить, что рецензируемый сборник содержит очень много ценных и полезных сведений. В некоторых отношениях он должен стать настольной книгой каждого специалиста, так или иначе занимающегося лесами. При выпуске следующих томов должна быть усилена координирующая роль редактора издания; следует стремиться к большей равномерности изложения и освещения материала в разных статьях, к усилению типологической стороны и более детальным характеристикам основных типов с привлечением литературных источников, к более полному составлению библиографии, к более обобщающему освещению места отдельных территорий в единой зональной системе и схеме районирования и установлению связей между ними на этой основе.

А. А. Ниценко.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 14 IV 1966).

УДК 019.941 : 581.9 : 582.47+582.47.

Rudolf Florin. The distribution of conifer and taxad genera in time and space. Acta Horti Bergiani, 20, 4, Uppsala, 1963 : 121—312, 68 fig. (**Р. Флорин.** Распространение родов хвойных и тиссовых во времени и пространстве).

E. M. LAVRENKO. (A REVIEW). *RUDOLF FLORIN.* THE DISTRIBUTION OF CONIFER AND TAXAD GENERA IN TIME AND SPACE. 1963

Настоящая фундаментальная монография Р. Флорина представляет собою очень важную сводку по изучению распространения в настоящем и в геологическом прошлом родов хвойных и тиссовых.

Помимо предисловия, она содержит девять глав: 1) Введение, 2) Несовершенство данных об ископаемых, 3) Шкала геологического времени, 4) Палеогеография Земли, 5) Современная общая дискуссия по вопросам исторической географии растений, 6) Прежние работы по изучению распространения в геологическом прошлом хвойных и тиссовых, 7) Распространение родов хвойных и тиссовых во времени и пространстве, 8) Основное обсуждение и выводы, 9) Библиография, которая в свою очередь состоит из следующих указателей — 1) общие работы и работы по современному распространению хвойных и тиссовых; 2) работы по географическому распространению последних в прошлом (упоминается 951 название опубликованных работ, в том числе многочисленные труды советских палеоботаников) и 3) список родов хвойных и тиссовых с указанием палеоботанических работ (номера работ предыдущего списка), в которых имеются сведения о нахождении их в ископаемом состоянии.

Четвертая глава (стр. 132—153), посвященная вопросам палеогеографии, в свою очередь состоит из следующих разделов: 1) суша и моря; 2) континентальные связи в прошлом; 3) континентальный дрейф; 4) климаты; 5) основные черты поверхности Земли в разные геологические периоды, начиная с раннего карбона; 6) история Тетиса.

Основную часть монографии занимает седьмая глава, в которой сжато, но очень содержательно описывается распространение родов хвойных и тиссовых как в настоящее время, так и в геологическом прошлом (стр. 164—266), при этом родов как ныне существующих, так и вымерших, известных только в ископаемом состоянии. Характеризуется распространение в прошлом родов вымерших семейств *Lebachiaceae*, *Voltziaceae*, *Cycadocarpidiaceae*, *Palyssyaceae*, а также в настоящем и прошлом родов ныне существующих семейств *Araucariaceae*, *Podocarpaceae*, *Taxodiaceae* (включая *Sciadopityaceae*), *Cupressaceae*, *Pinaceae*, *Cephalotaxaceae* и *Taxaceae* (включая *Austrotaxaceae*). Анализ географии представителей этих семейств проведен на уровне родов или даже секций последних (у родов *Araucaria*, *Podocarpus*, *Juniperus*, *Pinus*). Всего описано географическое распространение в настоящем и в ходе геологического времени 84 родов хвойных, из них 53 существующих и 31 вымерших родов, а также 5 родов тиссовых, существующих и в настоящее время.

Текст в этом разделе иллюстрирован 62 прекрасными мелкомасштабными картами, на которых показано распространение в прошлом и настоящем упомянутых в тексте родов хвойных и тиссовых. Современные ареалы родов или в некоторых случаях секций последних показаны контурами с штриховкой внутри последних, а прошлые ареалы с помощью системы значков, маркирующих конкретные ископаемые местонахождения того или иного рода определенного геологического возраста (каменноугольного, пермского, триасового, юрского, мелового и третичного периодов, в ряде случаев с разделением на ранний и поздний, а иногда и средний разделы первых пяти периодов, а третичного периода — на палеоцен, еоцен, олигоцен, миоцен, плиоцен).

Остановимся вкратце на основных заключениях автора, изложенных в итоговой восьмой главе (стр. 266—285).

Значительное внимание Флорин уделяет разделению родов хвойных и тиссовых на две основные географические группы — северную и южную. Это касается не только современных родов хвойных и тиссовых, но и представителей ныне вымерших позднекаменноугольных и раннепермских родов хвойных, северная и южная группы которых были разделены межконтинентальной геосинклиналью (морем Тетис и районом современного Карибского моря). Это разделение на северную и южную группы хвойных сохраняется в течение всего пермского периода, мезозоя и третичного периода. В настоящее время оно выражено также достаточно резко; преобладающее большинство из существующих родов хвойных и тиссовых являются или северными или южными и только пять из числа южных родов в разной степени проникают в низкие или даже средние широты северного полушария (*Agathis*, *Dacrydium*, *Phyllocladus*, *Podocarpus* и *Papuacedrus*) и два из северных родов — в низкие широты (в горах) южного полушария (*Juniperus* и *Taxus*).

На двух итоговых картах показаны южные и северные границы распространения северных и южных семейств и подсемейств хвойных; на одной карте — для отрезка времени от конца каменноугольного периода до еоцена, а на другой — в настоящее время. На этих картах очень хорошо видно значительное продвижение в течение большей части третичного периода и плейстоцена северных семейств — *Taxodiaceae* и особенно *Cupressoideae* и *Pinaceae* на юг, а южного семейства *Podocarpaceae* — на север. В третичное и четвертичное время в южное Средиземноморье (включая Макаронезию), Гималаи, Мексику, Центральную Америку и Вестиндию продвинулись *Pinaceae* и северные *Cupressaceae*; в Гималаи, Мексику и Гватемалу — *Taxaceae* s. str., а в Мексику и Гватемалу — также *Taxodiaceae*.

Эти продвижения на юг представителей северной группы хвойных и тиссовых и некоторых южных хвойных на север связаны в основном с исчезновением Тетиса, возникновением на его месте альпийской зоны складчатости и изменением климата в сторону похолодания на протяжении третичного и особенно четвертичного времени, на что указывал еще Л. Дильс (Diels, 1942 г.). В настоящее время северную и южную группы хвойных и тиссовых в большинстве случаев разделяют обширные пространства пустынь, степей и саванн, а также тропических сухих и дождевых лесов, где хвойные и тиссовые отсутствуют или местами встречаются только в горах.

В настоящее время из 7—8 семейств хвойных и тиссовых только *Cupressaceae* является бигемисферным, так как, помимо довольно многочисленных северных родов

(подсем. *Cupressoideae*), в его составе имеются и роды, приуроченные только к южному полушарию (подсем. *Callitroideae*). В основном северном семействе *Taxodiaceae* 9 ныне существующих родов являются северными и только один род (*Athrotaxis*) произрастает в южном полушарии. Также в основном северном семействе *Taxaceae* имеется один род (*Austrotaxus*), произрастающий только в Новой Каледонии, но, возможно, он заслуживает выделения в особое семейство. Северными семействами являются *Pinaceae* и *Cephalotaxaceae*.

Южными семействами являются *Podocarpaceae* и *Araucariaceae*. Захождение некоторых родов из этих семейств, особенно *Podocarpus*, в северное полушарие, как указано выше, — сравнительно молодое в геологическом смысле явление. Однако *Araucariaceae* в мезозое было бигемисферным семейством, заходя в северном полушарии на север до 70° с. ш., а в южном — до 65° ю. ш. Но *Pinaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Cupressaceae—Cupressoideae*, а в основном также и *Taxodiaceae* связаны в течение всей своей истории с северным полушарием.

Довольно много внимания уделяет Флорин широтной зональности в распределении ареалов родов как ныне существующих (в настоящем и прошлом), так и вымерших. Однако на этом мы не имеем возможности останавливаться.

Специальный раздел посвящен родовому эндемизму среди хвойных и тиссовых. Основываясь на ботанико-географическом разделении суши Земли Гуда (Good, 1953 г.), Флорин указывает, что наибольшее количество, а именно восемь, современных родов хвойных и тиссовых эндемично для Сино-Японского региона; из этих родов только *Microbiota* встречается на территории СССР (в горах Сихотэ-Алиня). Другим регионам, по Флорину, свойственно такое количество ныне эндемичных родов хвойных и тиссовых: Средиземноморскому — 1; Тихоокеанско-Североамериканскому — 2; Континентальному Юго-восточноазиатскому — 2; Ново-Каледонскому — 2; Северно- и Восточноавстралийскому — 5; Юго-западноавстралийскому — 1; Андийскому (в Южной Америке) — 3. Приводятся также списки родов хвойных и тиссовых, встречающихся в настоящее время только в двух соседних регионах, в трактовке последних Гуда; и в этом случае максимум таких родов связан с восточной окраиной Азии; только для Сино-Японского и соседнего Континентального Юго-восточноазиатского регионов свойственны семь родов. Все эти роды в настоящее время являются монотипными или олиготипными; весьма многие из них в геологическом прошлом обладали гораздо более широким распространением, чем в настоящее время, о чем будет сказано далее. Автор рецензируемой работы подтверждает выводы известного ботаника Х.-Л. Ли (1953 г.), также занимавшегося изучением современного распространения хвойных и тиссовых, о том, что большинство этих реликтовых эндемичных родов произрастает в горных районах, оказывая предпочтение теплому, более или менее влажному климату с ограниченными колебаниями температуры. Эти роды в настоящее время концентрируются в странах, окаймляющих Тихий океан, а именно в Восточном Китае, Японии, в притихоокеанской части Соединенных штатов, в восточной Австралии, Тасмании, Новой Каледонии, южном Чили. Любопытно, что имеются монотипные и олиготипные роды, а именно *Arceuthos*, *Tetraclinis* и *Cedrus*, которые в своем современном и, видимо, прошлом распространении приурочены к побережьям древнего моря Тетис.

Как упомянуто выше, многие из этих эндемичных родов являются древними и имели в прошлом гораздо более широкое распространение. Приведем примеры, касающиеся тех родов, которые теперь приурочены только к Восточной Азии. В геологическом прошлом (мезозое или третичном периоде, преимущественно в палеогене) следующие роды, ныне встречающиеся только в Восточной Азии (Японии, Китае и соседних частях Индокитая), имели голарктический ареал, в большинстве случаев располагающийся к северу от их современного ареала: из сем. *Taxodiaceae — Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia*, *Sciadopitys*; из сем. *Pinaceae — Keteleeria*, *Pseudolarix*; из сем. *Cephalotaxaceae — Cephalotaxus*. Род *Taiwania* (сем. *Taxodiaceae*) в прошлом имел палеарктический ареал, также располагавшийся к северу от современного ареала этого рода.

Заключительные разделы итоговой главы посвящены главным миграционным путям хвойных в прошлом, центрам развития и сохранения хвойных и тиссовых.

Флорин считает, что основные пути миграции этих групп растений (как, вероятно, и многих других) проходят главным образом вдоль геосинклинальных горных складчатых поясов, особенно варисцийского — в позднем палеозое, мезозое и раннем кайнозое, в то время как в позднетретичное и четвертичное время основную роль в этом отношении играли пояса кайнозойской складчатости — вдоль Тетиса и циркумпацифический. Горные районы создают более благоприятные условия для миграции и эволюции, а также сохранения в реликтовом состоянии большего числа видов растений разных систематических групп, чем равнины, в связи с большим разнообразием условий существования в горах. В некоторых случаях и блоковые горы, например вдоль зоны разломов в Восточной Африке, также служили путями миграции (продвижение на юг рода *Juniperus* в указанной части Африки). Автор приводит две карты, показывающие пути миграции хвойных и тиссовых на Земле. К сожалению, на этих картах не разделены пути миграции, связанные с варисцийской и позднекайнозойской складчатостью.

Основными центрами развития и постепенной дифференциации хвойных и тиссовых, по Флорину, являлись в ходе геологического времени, начиная с верхнего палеозоя, умеренные и субтропические пояса складчатых горных сооружений, располагавшихся по окраинам континентов в средних широтах северного полушария

и в низких и средних широтах южного полушария. При благоприятных изменениях климата они распространялись в более высокие широты, в направлении к полюсам (стр. 283).

Как уже упоминалось выше, хвойные в ископаемом состоянии неизвестны в отложениях древнее позднего карбона, когда уже существовали две группы северных и южных хвойных, разделенных геосинклинальным морем и пространствами пустынь. Что касается основного центра происхождения этих растений, то Флорин пишет по этому вопросу следующее: «. . . видимо, более вероятно, что как хвойные, так и тисовые первоначально возникли в условиях субтропического и теплоумеренного климата в средних широтах (приблизительно 25—50°) в северном полушарии» (стр. 284).

Таково богатое содержание этой важной монографии Р. Флорина.

Е. М. Лавренко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 VII 1966).

УДК 019.941 : 577. : 634.948

Jack McCormick. The life of the forest. New York, McGraw—Hill, 1966, 232 p., ill. (**Джек Мак-Кормик.** Жизнь леса).

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW). *JACK McCORMICK.* THE LIFE OF THE FOREST. 1966

Рецензируемая книга вышла в серии «Наш живой мир природы», публикуемой известным американским научным издательством Мак-Гроу—Хилл. Автор ее — куратор отдела экологии и охраны природы Академии естественных наук в Филадельфии и директор полевой исследовательской станции указанной академии в Ватерлоо-Миллз. Это не первый опыт Дж. Мак-Кормика в популяризации биологических основ лесоведения. Еще в 1959 г. им была издана научно-популярная книга «Живой лес» («The living forest»), в известной степени положенная в основу настоящей работы.

Книга состоит из трех частей, приложения и вспомогательного аппарата. В первой части («Лесное сообщество») изложены основы учения о лесных экосистемах (биогеоценозах, по В. Н. Сукачеву). Вторая часть («Сезонные изменения леса») посвящена фенологическим явлениям. Третья часть («Страна многих лесов») носит ботанико-географический характер. Она содержит обзор лесов США по районам: западному, бореальному, восточному и субтропическому. В приложении охарактеризована система национальных лесных заповедников страны. Здесь же приведены рекомендации по устройству террариумов и сбору гербария, по определению следов животных и т. д. Вспомогательный аппарат включает краткий словарик терминов, библиографию (60 названий) и предметный указатель.

Когда берешь «Жизнь леса» в руки, прежде всего обращаешь внимание на ее превосходное оформление. Огромное количество великолепно исполненных иллюстраций (общее количество их превышает число страниц, так как иллюстрирована каждая страница, но на некоторых из них помещено по нескольку рисунков), главным образом цветных фотографий, превращает ее по существу в альбом. Но когда от иллюстраций заинтересованный читатель перейдет к тексту, он не разочаруется. Очень компактно и в то же время простым языком здесь изложены, как сказали бы мы, основы лесной биогеоценологии. Книга рассчитана на самые широкие читательские круги, ее цель познакомить читателя с жизнью леса во всем ее многообразии и красоте, пробудить у него любовь к окружающей природе и научить бережному к ней отношению. И она несомненно выполнит свое назначение.

Хотелось бы, чтобы и наша научно-популярная литература поскорей пополнилась бы столь же превосходно оформленными работами. У нас есть прекрасные образцы популяризации, но в части полиграфического оформления научно-популярных книг, посвященных родной природе, мы еще, к сожалению, серьезно отстаем. Книга Мак-Кормика может послужить хорошим примером для наших издателей.

Д. В. Лебедев

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 V 1966).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92

АЛЕКСАНДР АЛЕКСАНДРОВИЧ ФЕДОРОВ

(К 60-летию со дня рождения и 40-летию научной деятельности)

I. T. VASSILCZENKO. ALEXANDR ALEXANDROVICH FEDOROV. (FOR 60th BIRTHDAY AND 40 YEARS OF SCIENTIFIC WORK)

6 декабря 1966 г. исполнилось 60 лет со дня рождения и 40 лет научной и общественной деятельности члена-корреспондента Академии наук СССР, профессора, доктора биологических наук, директора Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Александра Александровича Федорова. А. А. родился 6 декабря 1906 г. (24 ноября по ст. ст.) в семье учителя средней школы в г. Твери (ныне Калинин). В 1925 г. он поступил в Тверской педагогический институт на естественное отделение, которое и закончил в 1929 г. Уже будучи студентом, А. А. начал свою научную деятельность под руководством известного ботаника А. П. Ильинского. По окончании института А. А. поступил на работу в Сухумское отделение Всесоюзного института растениеводства (ВИР, во главе которого в то время стоял акад. Н. И. Вавилов), а затем перешел на Ленкоранский опорный пункт ВИРа, где изучал субтропические культуры. В 1934 г. А. А. переходит в Ботанический институт Академии наук СССР в качестве старшего научного сотрудника нового Отдела растительного сырья (ныне Отдел ботанического ресурсоведения). Здесь перед А. А. открылись широкие перспективы в области ботанических исследований. Он, с одной стороны, обрабатывает и опубликовывает результаты своих наблюдений и опытов по субтропическим культурам Закавказья (1931), с другой стороны, принимает самое активное участие в организации и развитии работ Отдела растительного сырья.

Нужно сказать, что этот Отдел, представляющий в наше время всесоюзный координационный центр новой отрасли ботаники — ботанического ресурсоведения — в то время только начинал формироваться и испытывал большие трудности. Методика и масштабы работы, объекты исследований, взаимоотношения со смежными специальностями (биохимией, технологией растительных продуктов, геоботаникой, систематикой, интродукцией и др.), формы связи с практикой народного хозяйства СССР — все это было новым, непривычным для ботаников и во многом дискуссионным. Это потребовало от А. А. массу энергии, труда, времени, таланта исследователя и организатора науки. И А. А. с честью вышел из этого испытания и приступил к организации широких поисков новых «сырьевых» растений.

Уже в 1940 г. он предпринимает ответственную и крупную экспедицию по изучению трагакантовых астрагалов, дающих ценнейшую для промышленности камедь, до этого времени импортировавшуюся в СССР главным образом из стран Среднего Востока. Эта экспедиция была рассчитана на ряд лет, и А. А. с увлечением отдавался

осуществлению ее задач. Однако судьба готовила ему тяжелые испытания, надолго прервавшие его научную деятельность. В 1941 г. разразилась Великая Отечественная война и А. А. как офицер запаса 26 июня 1941 г. был призван в ряды вооруженных сил Советского Союза. После кратковременной переподготовки на Курсах усовершенствования командного состава Краснознаменного Балтийского флота, в конце августа того же года А. А. был направлен в 5-ю бригаду морской пехоты в качестве начальника химической службы одного из батальонов этой бригады. После тяжелых кровавых боев бригада заняла линию обороны по рч. Воронке близ ст. Калище к северу от Копорья на так называемом «Ораниенбаумском пятачке». Это было страшное время, когда сильный и мощно вооруженный враг подошел к самому Ленинграду, мечтая захватить его «с ходу». Здесь героическая оборона «Ораниенбаумского пятачка», в которой принял активное участие и А. А., сыграла огромную роль в провале планов противника, а затем и в разгроме его под Ленинградом (в январе 1944 г.). Однако до этого прошло немало времени и для А. А. с августа 1941 г. потянулись долгие и трудные дни фронтовой жизни. Но и в этих условиях А. А. не забывал о науке и в промежутках между боями и яростными атаками заканчивал рукопись своей докторской диссертации.

Идея этого исследования зародилась у А. А. еще в период его работы в субтропиках Закавказья, где он имел возможность детально ознакомиться с дикорастущими, культивируемыми у нас на юге представителями сем. Мимозовых (виды *Albizzia*, *Acacia*, *Mimosa* и некоторые другие). В особенности большое внимание А. А. уделил шелковой или ленкоранской акации (*Albizzia julibrissin*), дико произрастающей у нас в ленкоранских лесах. К исследованию Мимозовых А. А. подошел с позиций развития, с позиций эволюционной морфобиологии. Это позволило ему сделать целый ряд важных теоретических обобщений, вошедших в золотой фонд нашей ботанической литературы. А. А. показал, что представление о морфологическом «омертвении» (а последнее некоторые авторы считали непременным атрибутом реликтовости вида) является необоснованным. Как раз шелковая акация, этот типичный реликт, как оказалось, отличается замечательной вариабильностью всех своих органов (даже генеративных!). Эта вариабильность, согласно исследованиям А. А., охватывает как изменения, связанные с эколого-географическими условиями различных частей обширного ареала этого вида, так и изменения, основанные на внутренней конституции шелковой акации. Кроме того, А. А. выявил (также вопреки довольно распространенному мнению о «биологической подавленности» реликтов) высокую степень жизненности шелковой акации. Далее, основываясь на свидетельствах палеогеографии, он пришел к выводу, что трактовка шелковой акации в качестве третичного реликта «гирканского типа» в значительной степени условна и это растение правильнее относить к группе восточноазиатских элементов.

Защита диссертации А. А. состоялась 23 августа 1943 г. в осажденном Ленинграде под грохот вражеской артиллерийской канонады. Ни сам А. А., ни оппоненты и члены ученого совета, идя на защиту, не были уверены, удастся ли им вернуться с защиты живыми и здоровыми. По счастью, все обошлось благополучно. В январе 1944 г. по специальному ходатайству Академии наук СССР А. А. возвратился с фронта в Ботанический институт АН СССР, а 26 февраля того же года решением Высшей аттестационной комиссии ему была присуждена ученая степень доктора биологических наук. Вскоре (11 января 1947 г.) он был утвержден в ученом звании профессора.

Получив возможность возобновить свою научную деятельность, А. А. прежде всего принял самое горячее участие в поднятии работы близкого его сердцу Отдела растительных ресурсов, потерявшего почти половину личного состава на фронтах войны и в блокированном Ленинграде.

Целую страницу в развитии в нашей стране ботанического ресурсоведения составили исследования А. А. в этом направлении. Он опубликовал серию работ, посвященных методике полевого исследования, картирования и учета естественных растительных ресурсов, дал весьма содержательные обзоры субтропических эфирно-масличных, камеденосных, смолоносных, народнолекарственных, медоносных, волокнистых и других полезных растений Талыша. А. А. явился редактором таких капитальных трудов, как «Полезные растения СССР» (т. 1), «Методика полевого исследования сырьевых растений», «Растительное сырье» и многих других, возглавил редколлегию журнала «Растительные ресурсы». В настоящее время А. А. является руководителем Отдела ботанического ресурсоведения Ботанического института АН СССР, отдела, представляющего крупную научную корпорацию ботаников, химиков, технологов и растениеводов.

В области морфологии высших растений А. А. широко известен как в Советском Союзе, так и за рубежом прежде всего как один из соавторов «Атласа по описательной морфологии растений» (тт. 1 и 2), первый том которого удостоен премии имени В. Л. Комарова. Атлас является в настоящее время настольным руководством не только для ботаников, но и для растениеводов, садоводов, профессоров и преподавателей вузов ботанического профиля и вообще для всех специалистов, имеющих дело с растениями. В атласе научно переработана, уточнена и стандартизирована терминология, применяющаяся при характеристике вегетативных частей высших растений. Атлас снабжен большим количеством прекрасно выполненных оригинальных иллюстраций, что еще более повышает ценность этого издания.

А. А. известен и как выдающийся тератолог растений. Им опубликован целый ряд весьма интересных работ по этому вопросу. В них А. А. последовательно развивает идею о том, что аномальные уклонения в строении растительных организмов, рассматриваемые в сравнительном морфолого-эволюционном плане, помогают не только понять пути возникновения тех или иных структурных особенностей растений, но и представляют значительный интерес для освещения путей филогенеза. Эта идея нашла свое отражение в статье по тератогенезу, опубликованной А. А. в сборнике «Проблема вида у растений» (1958), и в особенности в большом докладе, который был сделан А. А. на 11-м Комаровском чтении и издан под названием «Тератология и формообразование у растений» (1958). В этом последнем сообщении А. А. в особенности большое внимание уделил относительности понятий «нормального» и «аномального» морфогенеза и показал, что вопрос о роли аномалий в формо- и видообразовании у растений может быть решен с положительных позиций. Здесь же А. А. осветил ряд вопросов из области экспериментальной тератологии, тесно соприкасающихся с вопросами мутагенеза растительных организмов. Заслуживают большого внимания и исследования А. А. в области исторической географии растений, посвященные как представителям северной флоры (например, его работа: «К вопросу о реликтовом характере арктоальпийских и степных растений Пинежской флоры»), так и южной. Из числа трудов А. А., освещающих генезис флоры южных районов, необходимо отметить его капитальную монографию по Мимозовым Советского Союза (о чем уже было сказано выше), а также его интереснейшее исследование яблоневых лесов Западного Тянь-Шаня (Южной Киргизии), опубликованное в 1949 г. в соавторстве с Ан. А. Федоровым. Здесь авторы, детально изучившие названные выше леса, пришли к той замечательной идее, что «Напрашивается мысль о том, нельзя ли в *Malus kirghisorum* усмотреть близкий к ее исходным предкам тип яблони, который был свойствен третичным лесам Средней Азии, и в связи с общим иссушением территории дал современные виды!» (стр. 223). Это положение находит полное подтверждение в дальнейших исследованиях генезиса рода *Malus*, в частности в исследованиях автора этих строк. Как систематик А. А. известен своими работами по Молочайным (1954), яблоне (1949), трагакантовым астрагалам (1954) и ряду других групп цветковых растений.

А. А. является известным путешественником и географом. Его экспедиционные исследования охватывают лесную зону европейской части СССР, Закавказья, Среднюю Азию (Копет-Даг, Памиро-Алай, Тянь-Шань), Сибирь (Саяны), а также тропическую и субтропическую зоны КНР. Будучи широко эрудированным ученым, вдумчивым, неутомимым исследователем и тонким полевым наблюдателем, А. А. обладает редким даром вдумчиво и оригинально читать великую книгу природы. После каждой поездки он возвращается обогащенный новыми фактами, наблюдениями и идеями, отражающимися в его многочисленных публикациях.

Заметный вклад в историю отечественной ботаники составляют исследования А. А., выполненные в этом направлении.

Будучи прекрасным художником-графиком, А. А. неоднократно иллюстрировал свои труды (как и труды других ботаников) оригинальными рисунками. Он же предложил своеобразный способ графического изображения растительного покрова с воспроизведением горных ландшафтов в виде наглядных картинных схем (1947).

А. А. является выдающимся организатором науки. 15 лет (с мая 1947 г. по май 1962 г.) он работал заместителем директора БИН АН СССР, а с 1962 г. является его директором. А. А. проявил себя на этих ответственных постах как умелый администратор, требовательный, принципиальный и инициативный руководитель и в то же время доступный для всех и внимательный к нуждам своих подчиненных, больших и малых. Долгая фронтовая жизнь развила в нем и такие качества, как быстрота ориентировки в самых сложных обстоятельствах, трезвость и ясность суждений, связанные с быстрым принятием правильных решений, точность распоряжений. Нужно сказать, что А. А. пришлось участвовать в руководстве и самому руководить одним из крупнейших биологических институтов АН СССР в то трудное время, когда наша биологическая наука переживала ряд серьезнейших потрясений. И если БИН АН СССР сумел в это время высоко и авторитетно держать знамя советской ботаники и биологии вообще, то в этом есть немалая заслуга А. А. Как известно, в Указе Президиума Верховного Совета СССР от 6 X 1965 о награждении Ботанического института АН СССР орденом Трудового Красного Знамени специально была отмечена положительная роль нашего Института в развитии биологической науки. А. А. возглавляет также координирование ботанических исследований в сети Академии наук СССР, академий наук союзных республик, а также многих вузов нашей страны, состоя председателем Научного совета по биологическим основам рационального использования, преобразования и охраны растительного мира, а также членом Президиума Всесоюзного ботанического общества. А. А. — член КПСС с 1942 года.

Вся эта кипучая и разносторонняя деятельность А. А. получила высокую оценку со стороны советской научной общественности, что в частности выразилось в избрании его членом-корреспондентом Академии наук СССР 26 июня 1964 г. А. А. награжден правительством Советского Союза орденом Трудового Красного Знамени, Грамотой Верховного Совета РСФСР и медалями, он неоднократно премировался Президиумом АН СССР за образцовое выполнение плановых заданий.

Перу А. А. принадлежит более 150 опубликованных научных работ, и мы все надеемся, что число их будет немало приумножено, учитывая кипучую энергию юбиляра, его страсть к ботаническим исканиям, эрудицию, да и возраст, который позволяет еще многое сделать в науке.

Пожелаем нашему дорогому юбиляру на многие годы здоровья, процветания и новых больших успехов в деле развития ботаники и строительства коммунистического общества в нашей стране.

Список печатных работ Ал. А. Федорова [1]

1927

О распределении сорняков по склону. (Из наблюдений над сорной растительностью Тверской губернии). Изв. Тверского педагогического инст., № 3 : 73—85 (Совместно с Ан. А. Федоровым).

1928

К вопросу о реликтовом характере аркто-альпийских и степных растений пинежской флоры. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., т. 58, вып. 3 : 55—102. (Совместно с Ан. А. Федоровым).

1929

Экскурсии па выгоны в окрестностях г. Твери. Тверь. Изд. Тверск. общ. краеведения. Брошюра, 35 стр.

1930

Экзоты в Ленкорани. Субтропики, № 7—12 : 154—158.

1932

Итоги четырехлетней культуры некоторых субтропических древесных пород в «прикаспийских субтропиках». (По материалам Ленкоранского опорного пункта Азерб. отд. ВИРа). Сов. субтропики. Сухум, № 2 (12) : 18—37.

1934

Попытки вегетативного размножения пробкового дуба прививкой. Сов. ботаника, т. 2, № 6 : 110—116.

1935

К характеристике зимнего периода в Талыше. Сов. субтропики, № 10 : 40—49.

О пробковом дубе в «прикаспийских субтропиках» Азербайджана. Сов. ботаника, т. 3, № 2 : 74—85.

Аболин Р. И. и др. Дендрология с основами лесной геоботаники. Под общ. ред. В. Н. Сукачева. Л. Гослесотехиздат, 1934. — Изв. Гос. геогр. общ., т. 67, вып. 3 : 403—404. (Рец.).

В. П. Малеев. Можжевеловый лес на мысе Мартьян в Южном Крыму. Бот. журн. СССР, т. 18, № 6. — Изв. Гос. геогр. общ., т. 67, вып. 3 : 401 (Рец.).

Материалы к выявлению дикорастущих волокнистых растений СССР. Сов. ботаника, № 3—4. 1933. — Изв. Гос. геогр. общ., т. 67, вып. 3 : 406—7. (Рец.).

Назаров М. И. Кендырь в Сибири. Тр. Инст. нов. лубян. сырья, т. 5, 1933 (1934). — Изв. Гос. геогр. общ., т. 67, вып. 3 : 406. (Рец.).

С. С. Станков. Основные черты в распределении растительности Южного Крыма. Бот. журн. СССР, № 1—2, 1933. — Изв. Гос. геогр. общ., т. 67, вып. 3 : 400—401. (Рец.).

Regel C. Pflanzensociologische Studien aus dem nördlichen Russland. Die Tundra. Beiträge zur Biologie d. Pflanzen. 1, Breslau. 1933. — Изв. Гос. геогр. общ., т. 67, вып. 3 398. (Рец.).

1936

Пекан в Талыше. Сов. ботаника, т. 4, № 5 : 89—96.

Японский каштан в Талыше. Сов. субтропики, № 8 : 74—77.

1937

Мушмула Кавказа. Тр. Армянск. ФАН СССР. Сер. биол., вып. 2 : 21—60. (Совместно с Ан. А. Федоровым).

Три новых щеточных растения Азербайджана. Сов. ботаника, т. 5, № 1 : 111—116

Гиллер А. Г. Полезные растения. Изд. Центр. бюро краеведения Центр. детск. экскурсионной туристич. станции НКП РСФСР, М., 1936. — Изв. Гос. геогр. общ., т. 69, № 3 : 491—2. (Рец.).

Эмир-Шах А. С. Влажные субтропики в Азербайджане. — Сов. субтропики, № 5 (21) 1936. (Рец.).

Эмир-Шах А. С. Культуры влажных субтропиков в Азербайджане. Изд. ПКЗ АзССР, Азернешр, Баку, 1936. — Сов. ботаника, т. 5, № 3 : 175—177. (Рец.).

[1] Составила О. Ф. Малеева.

1938

Волокнистые и плетеночные растения Талыша. Тр. Бот. инст. им. Комарова АН СССР, сер. 5, вып. 1 : 3—24.

Дикие эфирномасличные растения влажных субтропиков СССР. Тр. Бот. инст. им. Комарова АН СССР, сер. 5, вып. 1 : 443—482.

1940

Несколько слов о перелете журавлей через Туркестанский хребет. Природа, № 7 : 78—80.

Советское иммерсионное масло. Сов. ботаника, т. 8, № 4 : 3—17. (Совместно с П. А. Якимовым и С. Д. Мовчан).

Ник. Вержбицкий. Азербайджанские субтропики. Журнал «Наша страна», № 7, 1939. — Изв. Всес. геогр. общ., т. 72, № 2 : 281—283. (Рец.).

Шарапов Н. И. Новые жиро-масличные растения. Сельхозгиз, Л. 1939. Шарапов Н. И. Новые жиро-масличные растения. Природа № 2, 1939. — Сов. ботаника, т. 8, № 4 : 81—83. (Рец.).

1941

Заметка о новом виде рода *Euphorbia* L. из Средней Азии. Бот. матер. Гербария Бот. инст. им. Комарова АН СССР, т. 9, вып. 2 : 47—51.

Изучение источников получения отечественного гумми-трагаканта. В кн.: Рефераты работ учрежден. Отд. биолог. наук АН СССР за 1940 г. М.—Л., 1941 : 16.

Экспедиция в Копет-Даг. Сов. ботаника, т. 9, № 5—6 : 142—144.

1942

Заметка о дендрофлоре заповедника Гуралаш Куль-сай и Зааминской лесной дачи. Бот. журн., т. 27, № 6 : 131—135.

1945

Ботанический институт им. акад. В. Л. Комарова Академии наук СССР и его участие в строительстве Главного ботанического сада Академии наук СССР в Москве. Сов. ботаника, т. 13, № 6 : 49—50.

В. Л. Комаров. Сов. ботаника, т. 13, № 6 : 3—4. (Совместно с др. членами редакц. коллегии журнала Сов. ботаника).

К биологии яблони Сиверса *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem. Сов. ботаника, т. 13, № 6 : 5—18. (Совместно с П. К. Красильниковым и А. А. Никитиным).

К биологии яблони Сиверса *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem. В кн.: Рефераты работ учреждений Отд. биолог. наук АН СССР за 1944 г. М.—Л., 1945 : 12—13. (Совместно с П. К. Красильниковым и А. А. Никитиным).

Материалы к эволюции некоторых представителей семейства Мимозовых *Mimosaceae*. (Автореферат диссерт.). В сб. научных работ Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР : 439—446.

Об уродливости у *Plantago major* L. Сов. ботаника, т. 13, № 6 : 40—43.

Участие Ботанического института им. акад. В. Л. Комарова Академии наук СССР в юбилейной сессии Академии наук СССР в Ленинграде. Сов. ботаника, т. 13, № 5 : 52—55.

1946

Н. В. Андросов. Сов. ботаника, т. 14, № 1 : 70—72. (Некролог).

Научная конференция Воронежского университета, посвященная 220-летнему юбилею Академии наук СССР. Сов. ботаника, т. 14, № 2 : 136.

Памяти А. П. Ильинского. Сов. ботаника, т. 14, № 3 : 208—211. (Совместно с Ан. А. Федоровым).

Алгазин В. С. Растительное сырье Новосибирской области. П. ред. В. В. Ревердатто. Новосибирск, ОГИЗ, 1944. — Сов. ботаника, т. 14, № 4 : 291—292. (Рец.).

С. С. Станков. Дикорастущие масличные растения СССР и их практическое использование. ОГИЗ—Сельхозгиз, М., 1944. — Сов. ботаника, т. 14, № 4 : 290—291. (Рец.).

1947

Аномалии в строении соцветий *Alnus kamtschatica* (Call.) Kom. и их возможное толкование. Сов. ботаника, т. 15, № 2 : 61—74.

О методах графического изображения растительного покрова. Бот. журн., т. 32, № 5 : 206—210.

Памяти Б. Н. Клопотова. Сов. ботаника, т. 15, № 1 : 43—46. (Некролог).

Случай аномалии в строении цветка тюльпана. Сов. ботаника, т. 15, № 5 : 288—295.

1948

Картирование сырьевых растений и сырьевых ресурсов. В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.—Л. : 81—102. (Совместно с М. М. Ильиным и П. К. Красильниковым).

Материалы к эволюции некоторых представителей семейства мимозовых — *Mimosaceae* (*Albizzia julibrissin* Durazz.). Тр. Бот. инст. им. Комарова, сер. 1, вып. 7 : 45—112.

Методика полевого изучения жирно-масличных растений. В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.—Л. : 159—162. (Совместно с А. А. Никитиным).
Методика полевого изучения смолоносных и камеденосных растений. В кн.: Методика полевого изучения сырьевых растений. М.—Л. : 145—152. (Совместно с Н. П. Кирьяловым и И. А. Панковой).
Методика полевого изучения споровых сырьевых растений. В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.—Л. : 227—240.
Методика полевого изучения эфирно-масличных растений. В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.—Л. : 152—158. (Совместно с Н. П. Кирьяловым и И. А. Панковой).
Методика полевого изучения ядовитых и инсектисидных растений. В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.—Л. : 221—225.
Методы определения запасов сырья применительно к древесным породам и кустарникам. В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.—Л. : 53—66. (Совместно с П. К. Красильниковым).
Обзор методической литературы по полевому исследованию сырьевых растений и растительного сырья. В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.—Л. : 25—44.
Общие вопросы методики учета запасов растительного сырья. В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.—Л. : 45—52.
Снаряжение экспедиций для изучения сырьевых растений и растительного сырья. В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений, М.—Л. : 123—128.
С. Т. Короленко. Вредные и ядовитые вещества в кормах для скота. Владивосток, 1947. — Бот. журн., т. 33, № 1 : 135—136. (Рец.).

1949

К биологии горной куропатки Копет-Дага. Природа, № 6 : 64—65.
Каштанолистный дуб *Quercus castaneifolia* C. A. Mey. в Талыше и его использование. Тр. Бот. инст. им. Комарова АН СССР, сер. 5, вып. 2 : 255—265.
Лекарственные растения, применяющиеся в народной медицине Талыша. Тр Бот. инст. им. Комарова АН СССР, сер. 5, вып. 2 : 479—511.
Яблоневые леса Южной Киргизии. Тр. южно-киргизской экспед. СОПС АН СССР, вып. 1 : 218—258.
Случай аномалии у *Salix caprea* L. и вероятное его истолкование. Бот. журн. т. 34, № 3 : 273—279.

1950

Аномалии у некоторых сложноцветных и их значение для понимания путей формирования соцветий сем. *Compositae*. Бот. журн., т. 35, № 2 : 148—161.
Камеденосные и клейдающие растения СССР. В кн.: Растительное сырье СССР. Под общ. ред. М. М. Ильина. М.—Л., АН СССР, т 1 : 195—224. (Совместно с Н. П. Кирьяловым).
О происхождении околоцветника у азиатской купальницы. Природа, № 2 : 52—54. (Совместно с А. А. Никитиным и И. А. Панковой).
Смолоносные растения СССР. В кн.: Растительное сырье СССР Под общ. ред. М. М. Ильина, М.—Л., т. 1 : 143—194.

1951

Два года в Саянах. (По материалам экспедиции Бот. инст. им. В. Л. Комарова 1948—1949 гг.). М. Географгиз, 349 с. (Совместно с Ан. А. Федоровым).
К познанию явлений «ветвистости» початков у кукурузы. Бот. журн., т. 36, № 4 : 341—348.
Некоторые среднеазиатские виды яблони как материал для селекции и гибридизации. В кн.: Материалы Первого Всес. совещ. ботаников и селекционеров. М.—Л. вып. 1 : 113—126.
Прогрессивный характер аномалий в строении цветка *Lonicera alberti* Rgl. Бот. журн., т. 36, № 2 : 183—185.
Boris Alexeievitsch Fedtschenko. Kew Bull. № 1, p. 28. (Некролог).

1952

Каулифлория у *Erica arborea* L. Бот. журн., т. 37, № 3 : 374—375.
Об естественном «гнездовом» посеве и самопрививке корней у одуванчиков (*Taraxacum*). Бот. журн., т. 37, № 6 : 856—858.

1954

Новые и критические кавказские виды рода *Astragalus* L. Бот. матер. Гербария Бот. инст. им. Комарова, т. 16 : 221—232. (Совместно с Ан. А. Федоровым и Р. Я. Рзазаде).
Новый вид молочая *Euphorbia* L. из Копет-Дага. Бот. матер. Гербария Бот. инст. им. Комарова, т 16 : 241—244.
О связи и взаимосвязи некоторых аномальных структур у растений (на примере *Campanula medium*). Бот. журн., т. 39, № 4 : 568—576.

Яблоня — *Malus* Mill. В кн.: Деревья и кустарники СССР, т. III. М.—Л., АН СССР : 414—458. (Совместно с О. М. Полетико).

1955

Сережка. Б. С. Э., т. 38 : 579.

1956

Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. Под общ. ред. П. А. Баранова. М.—Л., АН СССР. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым и З. Т. Артюшенко) : 1—303.
Задачи и перспективы развития ботаники в шестой пятилетке. Бот. журн., т. 41, № 3 : 313—317.
Интересный случай аномалии в строении плодов гибрида сладкого и трехлистного апельсинов. Бот. журн., т. 41, № 10 : 1474—1478.
О некоторых аномалиях у тюльпанов и о значении этих аномалий для познания морфологической структуры *Tulipa*. Бот. журн., т. 41, № 5 : 681—689.

1957

К вопросу о видовой самостоятельности фиалки одноцветной — *Viola monochroa* Klok. Бот матер. Гербария Бот. инст. им. Комарова, т. 18 : 170—172.
Советский гумми-трагант. Вестн. АН СССР, № 5 : 60—62.

1958

Альбиция — *Albizzia* Durazz. (А. ленкоранская или шелковая акация — *A. julibrissin* Durazz. В кн.: Деревья и кустарники СССР, т. 4 : 17—22, карта, рис.
Интересный случай махровости у ветреницы дубравной — *Anemone nemorosa* L. Бот журн., т. 43, № 2 : 290—293.
Как писать русское название рода *Larix*. Бот. журн., т. 43, № 8 : 1233—1234. (Совместно с А. И. Толмачевым, В. Н. Васильевым, М. М. Ильиным).
Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений. В кн.: Проблема вида у растений, 1. М.—Л. : 287—292.
Тератология и формообразование у растений. Доложено на 10-м ежегодном Комаровском чтении 7 дек. 1956 г. М.—Л., 1958 : 28. АН СССР, Бот. инст. им. В. Л. Комарова. Комаровские чтения, 11.

1959

Атлас по морфологии (органография) растений. Лист. (перевод на кит. яз.).

1960

Особенности цветения и степень изменчивости некоторых колокольчиков. В кн.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. (Сб. памяти Н. И. Вавилова), М.—Л. : 289—301.
Три месяца в Южном Китае (О работах ботанической части комплексной биологической экспедиции Академии наук КНР). Вестн. АН СССР, № 8 : 98—101. (Совместно с П. Д. Соколовым).
Методика полевого исследования сырьевых растений. (Перевод на китайский язык).

1961

Большеголовник сафлоровидный *Rhaponticum carthamoides* (DC.) Iljin — ценное лекарственное растение. Тр. Бот. инст. им. Комарова, сер. 5, вып. 9 : 345—363. (Совместно с В. С. Соколовым, А. А. Никитиным).
Купальница азиатская *Trollius asiaticus* L. и возможности ее использования для получения желтого красящего вещества. Тр. Бот. инст. им. Комарова, сер. 5, вып. 9 : 303—316. (Совместно с А. А. Никитиным).
Некоторые данные по химическому составу и фармакологическому действию рододендрона Адамса *Rhododendron adamsii* Rehd. (предварит. сообщ.). Тр. Бот. инст. им. Комарова, сер. 5, вып. 9 : 216—220. (Совместно с Г. В. Куршаковой и П. А. Якимовым).
Сибирская лиственница *Larix sibirica* Ledeb. как камеденосное растение. Тр. Бот. инст. им. Комарова, сер. 5, вып. 9 : 151—158. (Совместно с С. Д. Штейнбоком и Л. В. Лузевой).
Растительные ресурсы СССР на службу народному хозяйству. Бот. журн., т. 46, № 10 : 1385—1401.
Рододендрон золотистый или кашкара и возможности его использования в качестве дубильного растения. Тр. Бот. инст. им. Комарова, сер. 5, вып. 9 : 291—302. (Совместно с Г. В. Куршаковой, Т. И. Мартинсон, Х. И. Ривкиной, П. А. Якимовым)

1962

Атлас по описательной морфологии высших растений (Стебель, корень). Под общ. ред. П. А. Баранова. М.—Л. АН СССР. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым и З. Т. Артюшенко) : 1—352.
Биологически активные вещества растительного происхождения. Вестн. АН СССР, № 1 : 62—77. (Совместно с Г. В. Пигулевским).

Павел Александрович Баранов. Изв. АН СССР, сер. биолог., № 5 : 799—801. (Некролог).

1963

Медоносные и перганосные растения. В кн.: Полезные и вредные растения Лен. области. Лениздат : 150—157.

Роды *Citrus*, *Poncirus* (сем. Рутовых); *Galeopsis*, *Mentha* и др. (сем. Губоцветных); *Campanula* (сем. Колокольчиковых); *Euphrasia* и др. (сем. Норичниковых) и др. в кн.: Ботанический атлас под ред. Б. К. Шишкина. М.—Л., Сельхозгиз.

1964

Роль современной ботаники в строительстве коммунистического общества и в повышении уровня сельского хозяйства и медицины СССР и главнейшие задачи, стоящие перед ней. Доклад на III съезде Всес. бот. общ., сент. 1963 г. Бот. журн., т. 49, № 2 : 161—176. (Совместно с В. Н. Сукачевым).

Ботаника перед лицом соперницы. «Лен. правда», № 210.

Ботаническому институту им. В. Л. Комарова Академии наук СССР 250 лет Бот. журн., т. 49, № 11 : I—VIII.

250 лет Ботанического института им. В. Л. Комарова. Вестн. АН СССР, № 12 : 93—98.

Изучение и освоение природных растительных ресурсов СССР. Буклет ВДНХ. 1964 : 2—3.

1965

Ботаническому институту им. В. Л. Комарова Академии наук СССР 250 лет. Растит. ресурсы, т. 1, вып. 3 : 313—322.

Владимир Сергеевич Соколов. (К 60-летию со дня рождения и 35-летию научн. деятельности). Растит. ресурсы, т. 1, вып. 3 : 464—466.

Насущные задачи ботанического ресурсоведения. В сб.: Проблемы современной ботаники, т. 2. М.—Л., Наука : 153—162.

О международной программе по изучению продуктивности наземных сообществ. Растит. ресурсы, т. 1, вып. 4 : 608.

Растительные ресурсы СССР для народного хозяйства и медицины. Растит. ресурсы, т. 1, вып. 1 : 5—18.

Роль современной ботаники в строительстве коммунистического общества и в повышении уровня сельского хозяйства и медицины СССР и главнейшие задачи, стоящие перед ней. В сб.: Проблемы современной ботаники, т. II : 347—363. (Совместно с В. Н. Сукачевым).

Флора СССР и зарубежных стран как источник новых кормовых силосных растений. В кн.: Симпозиум по новым силосным растениям, 3-й. Сыктывкар, 1965. Материалы научн. сообщ. : 139—144. (Совместно с В. С. Соколовым).

Календари природы северо-запада СССР, 1939—1960 гг. Географ. общ. СССР, Л. Гидрометеоиздат, 1965. — Растит. ресурсы, т. 1, вып. 3 : 477. (Рец.).

Тростник. Материалы по биологии, экологии и использованию тростника обыкновенного в Казахстане. Тр. Инст. бот. АН КазССР, т. 19, 1964. — Растит. ресурсы, т. 1, вып. 3 : 476—7. (Рец.).

1966

Ботаническое ресурсоведение как наука и его положение в системе научных знаний. Растит. ресурсы, т. 2, вып. 2 : 165—181.

Растительные ресурсы в новой пятилетке. Растит. ресурсы, т. 2, вып. 2 : 1—3. (без подписи, — *Ред.*).

Л. И. Малышев. Высокогорная флора Восточного Саяна. Изд. Восточно-Сибирск. биолог. инст. Сибирск. отд. АН СССР. М.—Л., Наука, 1965. — Растит. ресурсы, т. 2, вып. 2 : 312. (Рец.).

Никитин В. В. Иллюстрированный определитель растений окрестностей Ашхабада. М.—Л., Наука, 1965. — Растит. ресурсы, т. 2, вып. 1 : 152. (Рец.).

«Круговины» (особенности роста некоторых растений). Бот. журн., т. 51, 11 : 1624».

Редактирование

1945—1947

Советская ботаника. М.—Л., АН СССР. Секретарь редакции.

1946

Сборник научн. работ, выполненных в Ленинграде за 3 года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л. Газетно-журн. и книжн. изд. 463 стр. Член редколлегии.

1948

Методика полевого исследования сырьевых растений. М.—Л. (Сборник статей). Отв ред. Ал. А. Федоров. 252 стр. с илл. (АН СССР БИН).

1949

Растительное сырье. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 5, вып. 2. М.—Л., АН СССР : 1—573. (Отв. ред.).

1950

Растительное сырье СССР, т. 1. Технические растения. М.—Л., АН СССР, 1950. 661 стр. Отв. ред.

Ядовитые растения лугов и пастбищ. М.—Л., АН СССР, Бот. инст. им. В. Л. Комарова. (Член редколлегии). 523 стр.

1951

Полезные растения СССР. М.—Л., т. 1. АН СССР. (Член редколлегии).

1954

Н. П. Шарапов. Химизм растений и климат. М.—Л. Изд. АН СССР, 210 стр. (Отв. ред.).

1961

Грушвицкий И. В. Женьшень. Вопросы биологии (Владивосток). АН СССР. Сиб. отд. Дальневост. филиал : 344 стр.

Растительное сырье. Тр. Бот. инст. им. Комарова, сер. 5, вып. 9. Растительность и полезные растения Центральных Саян. М.—Л. : 397, с илл. (Общ. ред.).

1962

Мохнач В. О. Соединения йода с высокополимерами, их антимикробные и лечебные свойства. М.—Л., АН СССР : 178 (Отв. ред. Г. В. Пигулевский и Ал. А. Федоров).

Растительное сырье. Камеденосные растения. (Трагакантовые астрагалы), ч. I. Тр. Бот. инст. им. Комарова, сер. 5, вып. 10 : 302. (Общ. ред.).

1963

Полезные и вредные растения Ленинградской области. Общ. ред. д-ра биолог. наук, проф. Ал. А. Федорова. Л. Лениздат.

Растительное сырье. Камеденосные растения, ч. 2. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 5, вып. 11 : 330. (Отв. ред.).

1964

Казиев Т. И. Проблемы нектарности хлопчатника и роль пчел в повышении его урожайности. Под общ. ред. д-ра биолог. наук, проф. Ал. А. Федорова. Баку, 215 стр. с илл.

1965

Растения — источники биологически активных веществ лечебного действия (Сб.). М.—Л., Наука. 240 стр. с илл. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 5, вып. 13. Отв. ред. А. А. Федоров.

1965—1966

Растительные ресурсы (журнал). М.—Л. АН СССР. Главн. редактор.

1966

Продукты биосинтеза высших грибов и их использование (Сб.). М.—Л. Наука, 135 стр. (Отв. ред.).

П. Т. Васильченко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 2 VIII 1966).

УДК 92

ЛЕОНИД АЛЕКСАНДРОВИЧ СМИРНОВ

(К 60-летию со дня рождения)

D. V. LEBEDEV. LEONID ALEXANDROVICH SMIRNOV. (FOR HIS 60th BIRTHDAY

В многообразии жанров работ по истории науки есть один, доставляющий авторам особенное удовлетворение. Это — юбилейные статьи. Дело в том, что по вполне понятным причинам они (во всяком случае, как правило) пишутся только о тех коллегах, о которых хочется сказать доброе слово, которым хочется воздать должное. Поэтому автор настоящей статьи с большой охотой принял поручение редколлегии «Ботанического журнала» написать статью, посвященную 60-летию заведующего нашей редакцией и активного деятеля Всесоюзного ботанического общества Леонида Александровича Смирнова.

Л. А. родился 20 августа 1906 г. в с. Сретенье Котельнического у. Вятской губ. в семье сельского псаломщика. В 1923 г. он окончил школу 2-й ступени и затем поступил в Вятский педагогический институт.

В 1924—1930 гг. Л. А. работал в различных учреждениях Вятки (Ботанический сад Педагогического института, книжный магазин издательства «Труженик», совхоз Талица), но все его помыслы были прикованы к Вятскому губернскому научному музею, внештатным лаборантом ботанического кабинета которого он был с 1925 г. В 20-х годах местные научные музеи вообще играли заметную роль в культурной жизни страны, и с их помощью было воспитано немало ученых. Увлекшись миром растений еще с детских лет, но будучи лишен возможности получить систематическое ботаническое образование, Л. А. естественно потянулся к музею, в котором к тому же работал большой знаток местной флоры и неутомимый исследователь-краевед А. Д. Фокин, оказавший большое влияние на юного ботаника.

Экскурсируя по краю вместе с А. Д. Фокиным или самостоятельно, Л. А. собрал большой гербарий высших растений, а как лаборант музея смонтировал около 10 000 гербарных листов. В это же время у него наряду с любовью к флористическим поискам пробудился интерес к ряду более общих и менее разработанных биологических проблем, что нашло отражение в его неопубликованных исследованиях по полиморфизму в роде *Picea* (цикл *P. excelsa—P. obovata*).

В 1930 г. Л. А. покидает Вятку. По приглашению Почвенного института Казахской ССР он участвует в геоботаническом обследовании республики, возглавляя Актюбинский (1930 г.) и Павлодарский (1931 г.) геоботанические отряды. Результаты этих экспедиционных работ были оформлены в виде ведомственных отчетов.

В 1932 г. начинается новый этап в жизни Л. А., связанный с его переездом в Ленинград. Как внештатный (работающий по договору, что было в те годы обычным явлением) сотрудник Ботанического института АН СССР он в 1932 г. участвует в работах Нижневолжской комплексной экспедиции АН СССР в районах предполагаемого орошения, руководя Новоузенским геоботаническим отрядом. В 1934 г. он снова как внештатный биновец возглавляет Уральский геоботанический отряд, работавший в Западно-Казахстанской области. По материалам этих исследований Л. А. в 1934 г. публикует свои первые научные работы. Они же легли в основу подготовленной им вскоре кандидатской диссертации на тему «Растительный покров Нижнего Заволжья в пределах Западно-Казахстанской области. (Морфология, география и пути эволюции)», не представленной, однако, автором к защите.

В 1933 г. Л. А. как начальник комплексного отряда треста Ленлесоргпроект руководит геоботаническими и мелиоративными исследованиями в Мурманском округе, имеющими целью создание сенофуражных баз для местных леспромхозов.

В 1935 г. Л. А. был приглашен во Всесоюзный институт растениеводства (ВИР) Е. В. Вульфом, заведовавшим тогда отделом географии и гербарием культурных растений этого института. Будучи сначала младшим, а затем старшим научным сотрудником отдела, Л. А. принимает активное участие и в экспедиционной деятельности ВИРа (экспедиции в Кировскую обл., на Западный Алтай, в республики Закавказья) и в составлении такой капитальной сводки, какой являлась «Культурная флора СССР». Однако развертывавшиеся исторические события резко повернули жизненный путь Л. А. В 1939—1940 гг. он участвует в финской кампании, в 1941—1945 гг. — в Великой Отечественной войне, а после демобилизации, состоявшейся лишь в 1946 г., не видит смысла возвращаться в ВИР, ставший после трагической гибели Н. И. Вавилова совсем иным учреждением, чем прежде.

Не имея другой возможности, Л. А. в 1947—1948 гг. работает не по специальности — ведущим редактором Ленгостоптехиздата, но его друзья — ботаники помнят о нем и в 1948 г. приглашают на работу в аппарат Всесоюзного ботанического общества. С мая 1949 г. Л. А. по рекомендации Общества назначается заведующим редакцией его органа — «Ботанического журнала», издающегося Ленинградским отделением издательства АН СССР (ныне издательство «Наука»). На этом посту его и застает празднование 60-летия.

Жизненные обстоятельства у Л. А. сложились так, что он не смог сосредоточить свои бесспорно незаурядные способности на каком-то одном разделе ботаники, и большая часть его жизни прошла в условиях, мало благоприятствующих систематической исследовательской работе. Да и сам юбиляр теперь, в порядке самокритики, сознает, что интересовало его всегда слишком многое! Кроме того, часть рукописей Л. А., оставшихся неопубликованными, погибла во время войны. К их числу, в частности, относятся основные работы Л. А. по систематике растений. Наибольший интерес представляла среди них рукопись, посвященная обзору монотипных родов и моногенных семейств растений и представлявшая собой опыт эволюционного анализа тупиков филемы, а также материалы по монографии пионов в их сортовом разрезе, над которой Л. А. работал ряд лет под руководством Е. В. Вульфа. Не опубликован и ботанико-географический обзор сем. *Rosaceae*, подготовленный им для 13-го тома «Культурной флоры СССР».

Почти не нашли отражения в опубликованных работах Л. А. также его многолетние искания в области ботанического цветоведения, которыми в свое время заинтересовались оба брата Вавиловы — и ботаник, и оптик. Л. А. ставил своей целью создание отечественной шкалы цветов и издание соответствующего справочника (атласа).

Тем не менее Л. А. удалось внести существенный вклад в разработку некоторых важных проблем ботаники, в том числе таких, как вопрос о численности видов растений, вопрос о комплексах растительного покрова и методах его изучения, вопрос о генезисе меловой флоры Заволжья и др. Однако большой интерес среди опубликованных работ Л. А. представляют исследования по проблеме симметрии организмов, приведшие его к разработке гипотезы гелиотропической обусловленности листорасположения, а также исследование природной яровизации растений в географическом аспекте. В результате последнего Л. А. показал, что искусственными приемами яровизирования мы не «переделываем природу растения», а возвращаем ему возможности естественного развития.

К послевоенным годам относится и большая работа Л. А. по редактированию и подготовке к печати трехтомной сводки «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР», возглавляемой И. В. Лариным, а также томов 4—7-го второго издания «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейма.

Уже почти 20 лет Л. А. активно участвует в работе нашего журнала. Через его руки прошли рукописи почти всех советских ботаников. Широкая научная эрудиция Л. А., прекрасное владение русским литературным языком и многолетний издательский опыт сделали его очень хорошим редакционным работником. Мы говорим «очень хорошим» потому, что идеальных людей нет, и у каждого из нас можно найти те или иные недостатки — большие или маленькие. Хотя к юбилярам надо быть снисходительными, мы все же упомянем здесь главную слабость нашего ЛАСа (так уже свыше 30 лет называют его друзья), не имеющую, впрочем, отношения к его служебной деятельности, — он страстный коллекционер! Почтовые марки, различные этикетки, патефонные пластинки, нагрудные значки — все это собирает Л. А. со всей увлеченностью истинного коллекционера. Но в конце концов это одна из самых распространенных и безобидных человеческих слабостей.

Леониду Александровичу — 60 лет. Так написано в его паспорте. На самом же деле он такой же молодой, каким был в апреле 1932 г., когда мы впервые увидели его в стенах Ботанического института. Так пожелаем же юбиляру еще много лет сохранить свою молодость, энергию и оптимизм!

Список опубликованных работ Л. А. Смирнова

1934

О флоре меловых выходов в Заволжьи. — Бюлл. Московск. общ. испыт. природы, отд. биологии, т. 43 (1) : 88—111.

Практика полива надпойменных террас и смены растительного покрова на поливных участках. — Тр. Комисс. по ирригации АН СССР, вып. 2 : 175—192.

В полупустыне восточного Заволжья. В кн.: «Экспедиции АН СССР 1934 года. (В соавторстве с Л. Е. Родиным).

Метод полевого определения численных соотношений элементов комплексов растительного покрова. — Сов. ботаника, № 2 : 102—107.

1935

Комплексы растительного покрова Заволжья и пути их эволюции. — Сов. ботаника, № 5 : 81—88.

1936

О методе комбинированного хроматического титрования (к изучению закономерностей пигментации растений). — Сов. ботаника, № 5 : 73—79.

Взаимоотношения между муравьями и растениями. (Проблема растительно-животного симбиоза). — Природа, № 6 : 50—59.

О ежегодном высотном приросте *Pinus silvestris* L. ssp. *lapponica* Fr. в различных фитоценозах. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, т. 3 : 7—36.

Работы Отдела географии и гербария культурных растений Всесоюзного института растениеводства. — Природа, № 7 : 137—138.

1937

О работе Госсортсети Всесоюзного института растениеводства. — Природа, № 7 : 138—139.

[Рец.:] E. Séguy. Code Universel des couleurs. 1936. — Сов. ботаника, № 3 : 157—158.

Алтайская комплексная экспедиция АН СССР, работы растениеводческого отряда. — Природа, № 2 : 134—136.

Работы Приаральской опытной станции Всесоюзного института растениеводства. — Природа, № 6 : 125—126.

1938

К понятию реликтовости. Стенограмма выступления по докладу И. И. Спрыгина. — Сов. ботаника, № 2 : 72—73.

Растительность северных муравейников. Автореферат доклада на заседании Отдела геоботаники Бот. института АН СССР. — Сов. ботаника, № 3 : 138—139.

[Рец.:] Ishiyama Tetsuji. Economic wild plants in Southern Saghalien, II, 1936.— Сов. ботаника, № 3 : 164—165.

1940

Сем. *Tiliaceae* Juss. — Липовые. [Ботанико-географический обзор]. — Культурная флора СССР, т. 5 : 208—211.

Сем. *Malvaceae* B. Juss. — Мальвовые. [Ботанико-географический обзор]. Культурная флора СССР, т. 5 : 225—236.

Сем. *Dipsacaceae* Lindl. — Ворсянковые. [Ботанико-географический обзор]. — Культ. флора СССР, т. 5 : 290—291.

1941

Сем. *Pedaliaceae* Lindl. — Кунжутовые. Род *Sesamum* L. — Кунжут. — Культ. флора СССР, т. 7 : 333—338.

1943

Современное состояние вопроса о численности видов высших растений. — Сов. ботаника, № 5 : 39—49.

1948

Список новых членов Всесоюзного ботанического общества, принятых в 1947 г. — Бот. журн., т. 33, № 2 : 297.

Общие собрания Всесоюзного ботанического общества. — Бот. журн., т. 33, № 4 : 463—464.

Естественная яровизация и широтные миграции растений. — Бот. журн., т. 33, № 6 : 559—570.

1949

[Рец.:] Г. И. Поплавская. Экология растений. Изд. 2-е. 1948. — Природа, № 11 : 95—96.

В Совете Всесоюзного ботанического общества. [Заседание 7 января 1949 г.]. — Бот. журн., т. 34, № 2 : 229—231.

[Рец.:] А. Л. Тахтаджян. Морфологическая эволюция покрытосеменных. 1948. — Бот. журн., т. 34, № 5 : 543—545.

Избрание новых членов Всесоюзного ботанического общества в 1948 г. — Бот. журн., т. 34, № 2 : 231—232.

Во Всесоюзном ботаническом обществе. [Из отчета Молотовского отделения ВБО за 1948 г.]. — Бот. журн., т. 34, № 5 : 558.

1950

Таблицы для определения злаков. — Флора Киргизской ССР, т. 2. Злаки и осоковые : 10—17, etc.

Список новых членов Всесоюзного ботанического общества, принятых в 1949 г., и избрание новых почетных членов Общества. — Бот. журн., т. 35, № 2 : 223—224.

Спираль листорасположения и проблема диссимметрии. — Бот. журн., т. 35, № 4 : 394—398.

1951

Список новых членов Всесоюзного ботанического общества, принятых в 1950 г. — Бот. журн., т. 36, № 2 : 223—224.

Метод построения масштабных диаграмм листорасположения. — Бот. журн., т. 36, № 4 : 388—392.

1952

Годичное собрание Всесоюзного ботанического общества в Ленинграде 15 апреля 1952 г. — Бот. журн., т. 37, № 5 : 739—740.

Дважды сделанное открытие. (К вопросу о первичном разделении филемы).— Бот. журн., т. 37, № 6 : 896—898.

1953

К вопросу об интересном случае самопрививки ели на сосне в окрестностях Риги. — Бот. журн., т. 38, № 3 : 418—421.

Список новых членов ВБО, принятых в 1952 г. — Бот. журн., т. 38, № 4 : 633—634.

К предстоящему VIII Международному ботаническому конгрессу. [Программа работ Конгресса]. — Бот. журн., т. 38, № 6 : 920.

1954

Об охране объектов дискуссии по проблеме вида и видообразования. — Бот. журн., т. 39, № 4 : 634.

[Рец.:] Колданов В. Я. Некоторые итоги и выводы по полезащитному лесоразведению за истекшие пять лет. 1954. — Бот. журн., т. 39, № 4 : 609—611.

Издание Всесоюзным ботаническим обществом сборника статей к VIII Международному ботаническому конгрессу. — Бот. журн., т. 39, № 5 : 791—792.

Годичное собрание членов Всесоюзного ботанического общества в Ленинграде 25 мая 1954 г. — Бот. журн., т. 39, № 5.

1956

10 лет со дня смерти В. Л. Комарова. — Вестник АН СССР, № 2 : 140—141 [текст по Ленинграду].

1957

Очередные задачи ботаники. (Съезд Всесоюзного ботанического общества). — Вестник АН СССР, № 8 : 105—108.

1958

Заседания, посвященные Н. И. Вавилову. — Вестник АН СССР, № 3 : 118—120.

1962

[Рец.:] Флора европейской части СССР. Флора Сибири. Флора Дальнего Востока. Флора Кавказа. Флора Средней Азии. [Серия почтовых марок, изданная Министерством связи СССР, 1960, М.]. — Бот. журн., т. 44, № 5 : 757—758.

1963

Борис Константинович Шишкин. (1 V 1886—21 III 1963). — (в соавторстве с М. С. Яковлевым). Бот. журн., т. 45. № 5 : 765—767.

Елизавета Ивановна Штейнберг. (24 IV 1884—3 II 1963). — (в соавторстве с М. С. Яковлевым). Бот. журн., т. 45. № 5 : 767—768.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК 581.9 : 581.526.53 (235.41)

Е. М. Лавренко

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ В ПУСТЫНЯХ ГАНЬСУЙСКОГО КОРИДОРА И НА СЕВЕРНОЙ ОКРАИНЕ ГОР НАНЬШАНЯ

E. M. LAVRENKO. PHYTOGEOGRAPHICAL OBSERVATIONS IN THE DESERTS OF THE HANSUI CORRIDOR AND IN THE NORTHERN OUTSKIRTS OF NANG-SHAN MNTS.

Во второй половине сентября (21—25) 1958 г. я имел возможность ознакомиться с пустынной растительностью подгорных равнин Наньшаня и горностепной растительностью северных окраин последнего.[1]

Основные наблюдения над пустынной растительностью мы провели в уезде Чиуче (Цзюцюань), в окрестностях города того же имени. Этот город расположен в так называемом Ганьсуйском коридоре, среди подгорных равнин высокого хребта Рихтгофена (система Наньшаня) и более низких гор системы Бейшаня, расположенных в основном к западу от Чиуче. Из города и его окрестностей хорошо видна широкая панорама хребта Рихтгофена с венчающими его снегами.

Довольно большой населенный пункт Чиуче (Цзюцюань или Сужоу) находится в центре поливного оазиса, который питается водами р. Линьшуй (Бейдахэ), стекающей с гор системы Наньшаня и направляющейся на северо-восток, в глубину гобийских пустынь. Севернее, у пос. Динсинь (Маому), р. Линьшуй сливается с р. Хэйхэ, образуя таким образом р. Эдзингол, наиболее крупную водную артерию Алашаньской Гоби.

Растительность этой территории не была описана в ботанической литературе, почему я и решаюсь опубликовать эти беглые наблюдения.

1. Растительность пустынных подгорных равнин

Подгорные щебнисто-галечниковые равнины в пределах так называемого Ганьсуйского коридора мы осмотрели в основном к западу и юго-западу от Чиуче, удаляясь от последнего в этом направлении до 100 км.

Поверхность плоских подгорных щебнисто-галечниковых равнин покрыта почти сплошным «панцирем» из щебня и гальки и изборождена довольно узкими и неглубокими (до 10—40 см глубиной) извивающимися по равнине ложбинками. Господствующие по площади микроплакоры между ложбинками заняты обычно весьма редкостойными пустынными сообществами с преобладанием полукустарников, относящимися преимущественно к ассоциации Salsola passerina+Reaumuria soongorica, весьма характерной для подобных местообитаний Центральноазиатской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области (Лавренко, 1962). Однако нередко микроплакоры почти совершенно лишены растений. В ложбинках сосредоточены несколько более густые, хотя все же редкостойные, слегка остепненные пустынные сообщества с преобладанием полутрагакантоидного кустарничка *Convolvulus fruticosus* и полукустарничков — *Asterothamnus centrali-asiaticus*, *Brachanthemum nanschanicum*, *Reaumuria soongorica* с примесью дерновинных злаков — *Ptilagrostis pellioti*, *Stipa gobica* и некоторых других.

Приведу описания двух участков на подгорной щебнисто-галечниковой равнине, в 4 км от старинной китайской крепости Цзяюй-Гуэн.

[1] Поездка в эти места была организована Институтом ботаники Академии наук КНР совместно с ботанической кафедрой Ланьчжоуского университета. Всем ботаникам, принимавшим участие в этой поездке, я выражаю свою большую благодарность за оказанную мне помощь. Я очень признателен также за уточнение определения некоторых видов маревых В. И. Грубову и некоторых сложноцветных — С. Ю. Липшицу и Н. Н. Цвелеву. Гербарные сборы, произведенные в указанных районах, переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

Участок № 1; 20×5 м. Высота над уровнем моря 1600 м. Плоский микроплакор между ложбинами. Поверхность почвы покрыта на 60% мелкой и средней по величине галькой и щебнем. Почва под этим панцирем щебнисто-галечниково-пылеватосуглинистая, видимо, относящаяся к типу пустынных серо-бурых почв. Общее покрытие растительностью около 7%. В составе растительного покрова (далее указывается проективное покрытие в процентах от общей площади участка):

кустарнички — *Nitraria sphaerocarpa* < 1%;

полукустарнички — *Salsola passerina* 4, *Reaumuria soongorica* 2;

летне-осенние однолетники — *Bassia dasyphylla* < 1, *Salsola pestifera* s. l. < 1, *Halogeton glomeratus* < 1.

Это сообщество должно быть отнесено к основной местной климаксовой пустынной ассоциации Salsola passerina+Reaumuria soongorica.

Участок № 2; 20×5 м; вблизи участка № 1. Плоская и неглубокая ложбина, слегка с поверхности опесчаненная. Поверхность почвы покрыта на 30% мелким щебнем и галькой и отдельными голышами крупной гальки; у кустиков растений имеются маленькие бугорки навеянного мелкого песка. Почва у поверхности щебнисто-пылевато-мелкопесчаная. Общее покрытие растениями большее, чем на соседнем (первом) участке, — 15%.

Кустарнички (ниже 1 метра) — *Caragana leucophloea* < 1%, *Convolvulus fruticosus* 4, *Nitraria sphaerocarpa* < 1;

полукустарнички — *Salsola passerina* < 1, *Asterothamnus centrali-asiaticus* 3, *Reaumuria soongorica* 5, *Brachanthemum nanschanicum* 1;

дерновинные злаки и луки — *Cleistogenes mutica* < 1, *Stipa gobica* < 1, *Ptilagrostis pellioti* < 1, *Allium* (*mongolicum?*) < 1;

многолетнее травянистое разнотравье [1] — *Asparagus* sp. < 1, *Astragalus* sp. < 1;

двулетники — *Artemisia scoparia* < 1;

летне-осенние однолетники — *Bassia dasyphylla* < 1, *Salsola pestifera* s. l. < 1, *Halogeton glomeratus* < 1.

Это сообщество может быть названо: Reaumuria soongorica+Convolvulus fruticosus+Asterothamnus centrali-asiaticus. На других соседних участках к этим видам в большом количестве присоединяется *Brachanthemum nanschanicum*.

Ближе к городу Чиуче на микроплакорах иногда наблюдаются также редкостойные сообщества из полукустарничка *Gymnocarpos przewalskii* и летне-осеннего однолетника *Halogeton glomeratus*, а в ложбинках местами очень много цветущего летне-осеннего однолетнего вида полыни *Artemisia intricata*, дающей желтый аспект.

При повышении местности ближе к горам возрастает остепненность этих пустынных полукустарничковых сообществ, что выражается в большем участии дерновинных луков и злаков; возрастает также общее проективное покрытие растительности. Это явление мы наблюдали на наклонной щебнисто-галечниковой подгорной равнине, в 100 км на ЗЮЗ от Чиуче, у подножья западной части хребта Рихтгофена.

Эти горы имеют китайское название Чи-лянь-шань. Микроплакоры здесь заняты остепненной пустыней с основной, видимо, климаксовой ассоциацией Salsola passerina+Sympegma regelii+Allium polyrrhizum, а в довольно глубоких ложбинах, имеющих здесь вид небольших оврагов (сайров), господствуют серийные сообщества с преобладанием Sympegma regelii+Allium polyrrhizum. Ширина полосы этой остепненной пустыни здесь невелика — около 15—20 км.

Приведем описание участка, сделанного на этой наклонной равнине.

Участок № 3; 10×10 м; высота над уровнем моря 2300 м. Верхняя часть наклонной подгорной равнины; плоский микроплакор между сайриками. Почва пылевато-легкосуглинистая; на ее поверхности редкие щебень и галька. Общее покрытие растительного покрова 25%.

Полукустарнички [2] — *Salsola passerina* 15%, *Reaumuria soongorica* 1, *Sympegma regelii* 4—5, *Brachanthemum nanschanicum* 1—2;

дерновинные злаки и луки — *Stephanachne pappophorea* 1—2, *Allium polyrrhizum* 3;

летне-осенние однолетники — *Plantago mongolica* < 1.

Местами на поверхности почвы развит накипной лишайник; его проективное покрытие около 5%. Это сообщество может быть названо Salsola passerina+Sympegma regelii+Allium polyrrhizum.

Среди подобных сообществ располагаются большие колонии грызуна песчанки; в пределах колонии солянки сохраняются, а *Allium polyrrhizum* уничтожен почти полностью.

Рядом, на дне неглубокого сайра, господствуют Sympegma regelii+Allium polyrrhizum, с заметным участием *Stephanachne pappophorea*. Здесь же кусты *Caragana* sp. с перистыми листьями, *Artemisia santolinifolia*.

В районе Чиуче на галечниковых и щебнистых склонах, как и в пустынных районах Монгольской Народной Республики (Юнатов, 1950, 1954; Лавренко, 1957), широко распространены серийные ассоциации с господством довольно крупного гобийского полукустарничка *Sympegma regelii*. Так, подобные сообщества мы наблюдали на скло-

[1] В момент наблюдения нижеуказанные виды разнотравья были без цветков и плодов. Кроме упомянутых, были обнаружены также единичные экземпляры отмерших побегов какого-то эфемероида.

[2] *Salsola passerina* образует здесь очень крупные и высокие кусты. Около кустиков этой солянки, а также *Sympegma* и *Reaumuria* имеются пылевато-суглинистые бугорки, 5—25 см высотой.

нах щебнисто-галечниковой подгорной террасы у вышеупомянутой старинной китайской крепости Цзяюй-Гуэн.

Участок № 4; около 1 ара. Средняя часть довольно крутого, но невысокого склона северо-западной экспозиции щебнисто-галечниковой подгорной террасы. Поверхность почвы на 70% покрыта крупной и мелкой галькой. Почва у поверхности пылевато-легкосуглинисто-галечниковая с гипсом у поверхности. Общее проективное покрытие растительности (от общей площади участка) 10—12%. Аспект создает желтовато-зеленая *Sympegma regelii*.

Кустарнички — *Nitraria sibirica* < 1%,

полукустарнички — *Kalidium cuspidatum* < 1, *Salsola passerina* 1, *Sympegma regelii* 8, *Asterothamnus centrali-asiaticus* < 1, *Brachanthemum nanschanicum* 1;

дерновинные злаки — *Stephanachne pappophorea* < 1;

многолетнее травянистое разнотравье — *Allium* sp. < 1, *Matthiola* sp. < 1, *Asparagus* sp. < 1;

двулетники — *Artemisia scoparia* < 1;

летне-осенние однолетники — *Halogeton glomeratus* < 1.

В пределах описанного участка на щебне лишайников нет, но на мелкоземе имеется небольшое количество какого-то накипного лишайника.

Аналогичный видовой состав наблюдается и на соседних склонах других экспозиций той же галечниковой террасы. На этих склонах к преобладающей солянке *Sympegma regelii* в более или менее значительном количестве примешиваются следующие полукустарнички: *Gymnocarpos przewalskii*, *Asterothamnus centrali-asiaticus*, *Brachanthemum nanschanicun*.

Кроме того, в меньшем количестве отмечены на этих же склонах: из кустарничков — *Ephedra equisetina*, *Caragana leucophloea*; из дерновинных злаков — *Ptilagrostis pellioti*; из летне-осенних однолетников — *Arnebia guttata* и др.

Кроме того, нами был осмотрен массив невысокого гобийского скалистого мелкосопочника, расположенного к северо-востоку от г. Чиуче. Склоны мелкосопочника скалистые или щебнистые, благодаря сильным ветрам, лишенные мелкозема, с единичными редкими экземплярами *Sympegma regelii* и *Halogeton glomeratus*. Более или менее изреженный растительный покров развит только по узким днищам висячих ущелий (сайров); при этом количество растений увеличивается там, где на дне ущельиц скопляются навеянные песок и пылеватые частицы. На дне этих висячих ущельиц в большом числе особей встречаются следующие маревые: из полукустарничков — *Sympegma regelii*; из летне-осенних однолетников — *Halogeton glomeratus*, *Salsola pestifera*. В меньшем количестве: из кустарничков — *Ephedra przewalskii*, *Nitraria sphaerocarpa*, *Zygophyllum xanthoxylon*; из полукустарничков — *Calligonum mongolicum*, *Salsola arbuscula*, *S. passerina* (очень крупные экземпляры), *Reaumuria soongorica*, *Asterothamnus centrali-asiaticus*; из дерновинных злаков — *Ptilagrostis pellioti*; из многолетнего травянистого разнотравья — *Limonium aureum*, *Scorzonera pseudodivaricata*; из летне-осенних однолетников — *Bassia dasyphylla*, *Salsola paulseni*, *Arnebia guttata* (цв.), *Cancrinia discoidea*.

2. Тугайная растительность в долине Эдзингола

Сочетания растительных сообществ тугайного типа (природный оазис) были осмотрены в 100 км к северо-востоку от г. Чиуче и в 30 км к северо-востоку от пос. Цзиньта.

В культурных орошаемых оазисах, тяготеющих к указанным выше населенным пунктам, на полях остались неубранными только просо и гречиха. Четырехугольники полей обычно окружены каймой рослого *Lasiagrostis splendens*. В этих оазисах на заброшенных пустырях особенно много *Karelinia caspia*; встречаются также заросли *Glycyrrhiza uralensis* и *Goebelia* (*Sophora*) *alopecuroides*.

Осмотренный участок вблизи пос. Цзиньта представляет ландшафт, характерный для контакта оазисов и песчаных массивов. Пониженные плоские поверхности, здесь чаще всего легкосуглинистые и затакыренные, реже галечниковые, чередуются с песчаными или пылевато-песчаными буграми различной высоты и различных размеров по занимаемой площади. Первичным субстратом на плоских участках являются, видимо, галечники, а суглинистые участки образовались в результате заливания водой этих поверхностей. Голые суглинистые такырообразные площадки лишены растений или на них единично растут *Alhagi sparsifolia*, *Goebelia* (*Sophora*) *alopecuroides*, *Lycium ruthenicum*. Встречаются отдельные солончаковые участки с белыми выцветами солей, занятые чиево-поташниковыми сообществами (Kalidium foliatum+Lasiagrostis splendens). Иногда на солончаковых легкосуглинистых участках наблюдается скопление *Suaeda* sp. и *Salicornia europaea*; в небольшом количестве — *Aeluropus litoralis* и *Halostachys belangeriana*.

Растительность песчаных бугров довольно разнообразна, в зависимости от их высоты и засоленности песка. Наиболее высокие песчаные бугры, до 10 м высотой, вытянутые в виде гряд, поросли кустами *Tamarix* sp. и *Nitraria sibirica*, как известно, образующими обильные придаточные корни на засыпанных песком побегах. Подобные бугры монголы называют «сондоки». На этих песках отмечены также *Agriophyllum arenarium* и *Corispermum mongolicum* var. *macrocarpum*.

Более низкие незасоленные песчаные гряды поросли рощицами пустынного тугайного тополя (тограка) *Populus diversifolia*, к которому в меньшем количестве примешивается лох *Elaeagnus moorcroftii* с крупными овальными плодами. В этих рощицах встречается травянистая лиана *Cynanchum sibiricum*. Была встречена также рощица тограка с травяным покровом из *Lasiagrostis splendens*.

Наиболее низкие песчаные бугры, высотой до 1 м или немного более, также вытянутые в виде плоских валов, часто покрытых с поверхности хрустящей солевой коркой, заняты солончаковой растительностью. Подобные засоленные бугры поросли то карликовым стелющимся *Phragmites communis* с большей или меньшей примесью *Lycium ruthenicum*, то чистыми кустарниковыми зарослями *Lycium ruthenicum*, то Kalidium foliatum+Lycium ruthenicum+Phragmites communis (карликовый стелющийся) с отдельными экземплярами *Lasiagrotis splendens* и т. д.

Рядом с описанными выше тугайными сочетаниями растительных сообществ располагаются окультуренные участки и постройки с рощицами тополя.

3. Географический анализ компонентов пустынной и тугайной растительности района Чиуче

Остановимся вкратце на географическом анализе компонентов кратко описанных выше пустынных и тугайных сообществ, произрастающих в районе Чиуче.

В основе выделения географических элементов флоры лежит географическая типология ареалов соответствующих видов, основанная на учете приуроченности последних к тем или иным ботанико-географическим территориальным единицам (районам разного ранга).

Предварительная географическая типология наиболее характерных растений гобийских пустынь и отчасти природных оазисов среди последних была опубликована в некоторых работах автора этой статьи (Лавренко, 1957, 1962; Лавренко и Юнатов, 1960; Лавренко и Никольская, 1963).

Основным источником для установления географических элементов флоры должны служить более или менее точные, по возможности точечные, карты ареалов соответствующих видов. Однако пока опубликованы точечные карты ареалов только для немногих видов, произрастающих в пустынях и тугаях района Чиуче, а именно для *Sympegma regelii* Bge., *Gymnocarpos przewalskii* Maxim., *Nitraria sphaerocarpa* Maxim., *Zygophyllum xanthoxylon* (Bge.) Maxim., *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim., *Asterothamnus centrali-asiaticus* Novopokr., *Brachanthemum nanschanicum* Krasch. (Крашенинников, 1949; Новопокровский, 1950; Лавренко, 1962; Лавренко и Никольская, 1963). Составлена, но еще не опубликована карта ареала *Salsola passerina* Bge. Поэтому для большинства видов приходится пользоваться преимущественно литературными данными, содержащимися во флористических трудах.

Далее приводится географическая типология 54 пустынных и тугайных видов, отмеченных во время нашей экскурсии в районе, тяготеющем к г. Чиуче. Эта типология основана на литературных данных и отчасти на учете гербарного материала, хранящегося в Гербарии БИН АН СССР; она все еще имеет предварительный характер, но является более разработанной по сравнению с ранее опубликованными (см. цитированные выше работы Лавренко).

К космополитам должны быть отнесены *Phragmites communis* Trin. и *Salicornia europaea* L.

К средиземным видам, более или менее широко распространенным в субдоминионе Древнего Средиземья (в смысле М. Г. Попова, но с включением Евразиатской степной области), относится *Salsola pestifera* A. Nelson; к восточносредиземным — *Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth и *Artemisia scoparia* W. K. (учитывая первичный ареал последнего вида). Широко распространен во всей Сахаро-Гобийской пустынной области (Лавренко, 1962) сахаро-ирано-турано-гобийский вид *Peganum harmala* L.

Гобийско-турано-иранскими видами, т. е. более или менее широко распространенными в Ирано-Туранской и Центральноазиатской подобластях Сахаро-Гобийской пустынной области, являются следующие: *Goebelia alopecuroides* (L.) Bge., *Convolvulus fruticosus* Pall., *Lycium ruthenicum* Murr. и *Karelinia caspia* (Pall.) Less.; при этом только *Convolvulus fruticosus* встречается в пустынных сообществах, а остальные три вида — типичные компоненты тугаев в долинах рек и природных оазисов (у родников), а также часто встречаются на залежах и в посевах.

Имеется целая группа географических элементов, которая связывает гобийские пустыни с туранскими, но не представлена в Иране или соответствующие виды распространены там незначительно. Гобийско-туранскими видами,[1] более или менее одинаково распространенными в туранских и гобийских пустынях (встречаются от Алашаня на восток до западных или средних районов Турана), являются: *Populus diversifolia* Schrenk, *Halogeton glomeratus* (M. B.) C. A. Mey., *Halostachys belangeriana* (Moq.) Botsch., *Salsola arbuscula* Pall., *S. paulseni* Litv., *Alhagi sparsifolia* Shap., *Limonium otolepis* (Schrenk) Ktze., *Cynanchum sibiricum* Willd.; эти виды заходят в степную область незначительно. *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. распространена преимущественно в степной области Северного Казахстана и Монголии, заходит в окраинные

[1] Далее эпитеты: «казахстанский» — свидетельствуют о широком распространении соответствующих видов в северном степном Казахстане, «монгольский» — в степной части Монголии, «туранский» — в пустынях Турана (Средней Азии и Южного Казахстана), «гобийский» — в гобийских пустынях (Китайской и Монгольской Джунгарии, Кашгарии, Заалтайской и Центральной Гоби, Алашане).

части пустынной области; эта солодка должна быть отнесена к монголо-казахстанскому элементу. Некоторые виды, обычные в гобийских пустынях, в туранских пустынях встречаются только в более северных их районах; такими монголо-гобийско-северотуранскими видами являются: *Agriophyllum arenarium* M. B. и *Kalidium foliatum* (Pall.) Moq., эти виды более или менее далеко заходят и в степную область, в частности в Монголии.

Интересно отметить, что подавляющее большинство упомянутых выше видов, распространенных как в гобийских, так и в туранских, а в некоторых случаях и в иранских пустынях, характерно не для плакорных (зональных) пустынь, а для тугаев в долинах рек и у родников, или для мокрых солончаков, или, реже, для песчаных пустынь. Благоприятные условия увлажнения за счет грунтовых, а в долинах рек и поверхностных паводковых вод создают близкие условия среды и в туранских, и в гобийских пустынях.

Во флоре района г. Чиуче особенно многочисленную в отношении количества видов группу образуют различные типы центральноазиатских географических элементов, приуроченных в своем распространении к Центральной Азии или незначительно выходящих за ее пределы.

Восточнотурано-монголо-гобийскими видами могут быть названы *Nitraria sibirica* Pall., *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. и *Cancrinia discoidea* (Ledeb.) Poljak., так как эти виды не только заходят в область степей Монголии, но и в восточную часть Северного Турана (примерно до меридиана г. Улутау).

Гобийскими видами являются следующие: *Ephedra przewalskii* Stapf, *Ptilagrostis pellioti* (Danguy) Grub., *Cleistogenes mutica* Keng, *Calligonum mongolicum* Turcz., *Kalidium cuspidatum* (Ung.-St.) Grub., *Sympegma regelii* Bge., *Gymnocarpos przewalskii* Maxim., *Nitraria sphaerocarpa* Maxim., *Zygophyllum xanthoxylon* (Bge.) Maxim., *Arnebia guttata* Bge. Эти виды не проникают или почти не проникают в пределы Турана, но незначительно заходят в монгольские степи, где встречаются только в наиболее южной полосе (подзоне) пустынных степей, в замкнутых пустынных котловинах. *Elaeagnus moorcroftii* Wall. et Schlecht. должен, видимо, быть отнесен к тибетско-гобийским видам.

Некоторые гобийские пустынные виды проникают не только в полосу пустынных степей, но и в полосу менее засушливых сухих степей, где встречаются главным образом в засоленных депрессиях; эти виды могут быть отнесены к монголо-гобийскому географическому элементу — *Corispermum mongolicum* Iljin, *Bassia dasyphylla* (Fisch. et Mey.) O. Kuntze (= *Echinopsilon divaricatum* Kar. et Kir.), *Kochia melanoptera* Bge., *Scorzonera pseudodivaricata* Lipsch.

Многие пустынно-степные виды, особенно характерные для полосы монгольских пустынных степей, более или менее далеко заходят в глубь гобийских пустынь; к подобным гобийско-монгольским видам относятся: *Stipa gobica* Roshev., *Allium mongolicum* Rgl., *A. polyrrhizum* Turcz. ex Rgl., *Salsola abrotanoides* Bge., *Limonium aureum* (L.) Hill, *Plantago mongolica* Decne. (к этому геоэлементу?), *Ajania achilleoides* (Turcz.) Poljak., *Artemisia intricata* Franch. Представителем близкого восточноказахстанско-гобийско-монгольского элемента является *Caragana leucophloea* Pojark., которая, помимо Центральной Азии, встречается в восточной части Казахстана.

Далее упоминаются географические элементы из центральноазиатской группы, имеющие более ограниченное распространение, чем предыдущие.

К вообще малочисленным центральнотяньшанско-восточномонголо-алашаньским видам относится *Salsola passerina* Bge., основной ареал которого приурочен к Алашаньской подпровинции Центральноазиатской пустынной подобласти и к соседней восточной части степей Монголии, а изолированные участки ареала имеются в северной части Котловины больших озер Монголии и в Центральном Тянь-Шане. Восточномонголо-алашаньским видом является *Asterothamnus centrali-asiaticus* Novopokr., распространенный в алашаньских пустынях и в соседней части пустынных степей восточных районов Монголии; как и предыдущий вид, несколько заходит в Заалтайскую Гоби, относящуюся к Центральногобийской пустынной подпровинции. К восточномонголо-алашаньскому элементу принадлежит также *Potaninia mongolica* Maxim., относящаяся к монотипному роду, могущая служить символом алашаньских пустынь, но отсутствующая в районе г. Чиуче. Наконец, к южноалашаньскому (приканьшаньскому) элементу принадлежит своеобразный полукустарничек *Brachanthemum nanschanicum* Krasch.

Пустыни в окрестностях Чиуче, как указано выше, располагаются на подгорных равнинах такого мощного горного сооружения, как Наньшань, который является северо-восточной частью Тибетского нагорья. В связи с этим в пустынные сообщества подгорных равнин заходят некоторые горные ксерофиты: средне-центральноазиатские горные виды, широко распространенные в горах Средней и Центральной Азии, — *Ephedra equisetina* Bge., *Artemisia santolinifolia* Turcz. (встречается также в горах Южной Сибири) и тяньшанько-тибетский вид злака *Stephanachne pappophorea* (Hack.) Keng.

Типичные растения гобийских пустынь района Чиуче, господствующие в плакорных (зональных) условиях, принадлежат к тем или иным центральноазиатским пустынным элементам: *Salsola passerina*, *Nitraria sphaerocarpa*, *Reaumuria soongorica*. Весьма типичны также для гобийских пустынь *Ephedra przewalskii*, *Calligonum mongolicum*, *Sympegma regelii*, *Zygophyllum xanthoxylon*; эти виды образуют пустынные сообщества преимущественно на песчаных и каменистых субстратах.

Наличие в районе г. Чиуче таких алашаньских видов, как *Salsola passerina* (один из господствующих в местных пустынных сообществах видов), *Asterothamnus centrali-asiaticus*, *Brachanthemum nanschanicum* указывает на то, что эта территория относится к Алашаньской пустынной подпровинции.

4. Степная растительность в западной части хребта Рихтгофена [1]

Степная растительность западной окраины хребта Рихтгофена (или, по-китайски, гор Чи-лянь-шань) была осмотрена нами очень бегло; мы проехали в глубь хребта километров на 20.

Упомянутая выше пустынная наклонная равнина упирается в низкогорный передовой хребтик системы хребта Рихтгофена. Хребтик расположен в узком здесь поясе пустынных степей. У внешнего основания этого передового хребтика, на песчаном дне сухого русла, зеленовато-желтые заросли образует восточномонгольский вид *Artemisia halodendron* Turcz.[2] В месте прорыва этого хребтика ущельем мы осмотрели растительность двух аккумулятивных галечниковых террас, прикрытых сверху маломощным слоем пылеватого суглинка, без примеси щебня и гальки, возможно, эолового происхождения. На поверхности этих терасс наблюдается фитогенный микрокомплекс (Лавренко, 1952): 1) микроплакоры заняты степными сообществами — Allium polyrrhizum (+ Stipa breviflora); 2) на разбросанных среди последних плоских бугорках — медальонах из пылеватого суглинка — пятна *Lasiagrostis splendens*. По западному щебнисто-галечниковому склону терраски располагается редкостойная пустынная степь: преобладает мелкодерновинный гобийский ковылек *Stipa gobica* Roshev.; довольно много также других мелкодерновинных злаков — *Ptilagrostis pellioti* (Danguy) Grub. и *Stephanachne pappophorea* (Hack.) Keng.; из полукустарничков примешаны *Artemisia frigida* Willd., *Asterothamnus centrali-asiaticus* Novopokr., *Ajania achilleoides* (Turcz.) Poljak., *Brachanthemum nanschanicum* Krasch. На смытых щебнисто-галечниковых и лёссовых склонах террас местами отмечены редкостойные пустынные сообщества из полукустарничков — *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. (преобладает) и *Salsola passerina* Bge. На нижней террасе имеется участок орошаемого посева ячменя; здесь в чиевнике у арыка встречаются два монгольских вида полыни, *Artemisia pectinata* Pall. и *A. anethifolia* Web.

Выше по макрорельефу, на наклонной равнине следующего, более высокого хребта, располагается настоящая сухая дерновиннозлаковая степь с преобладанием дерновинных злаков и луков — *Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth,[3] *Stipa krylovii* Roshev., *S. breviflora* Griseb. и *Allium polyrrhizum* Turcz.; встречаются также *Agropyrum cristatum* (L.) Gaertn. и *Stipa purpurea* Griseb. Разнотравья в этом степном покрове мало; полукустарнички отсутствуют; травостой довольно редкий. Растительный покров на этой наклонной равнине в большинстве случаев представлен фитогенным микрокомплексом. Большие круговины образует чий, расположенный как бы на плоских бугорках — медальонах, образующихся благодаря тому, что чий задерживает и прорастает эоловые пылеватые отложения. На этих плоских бугорках развивается ассоциация Lasiagrostis splendens + Stipa breviflora + S. krylovii (+ Allium polyrrhizum). Микроплакоры между этими бугорками заняты ассоциацией Stipa krylovii + Stipa breviflora; на поверхности почвы много накипных лишайников.

Осмотрели также каменистые склоны второго, более высокого хребта (высота около 3000 м), состоящие из брекчии фиолетово-красного цвета. Растительность сосредоточена преимущественно в ложбинах, пересекающих этот склон сверху вниз. На наветренном северном склоне этих ложбинок отлагаются пылеватые лёссовидные эоловые отложения, на которых развиваются сообщества такого состава — (Dasiphora sp. +) Lasiagrostis splendens + Stipa breviflora + S. krylovii. По подветренным южным малым склонам ложбинок обнажается каменистая порода, в расщелинах которой растут *Lasiagrostis splendens* и тот же невысокий кустарник *Dasiphora* sp. Чий и этот кустарник идут далеко вверх по этому макросклону.

Сжатая географическая характеристика видов злаков и луков, упомянутых выше для горной сухой степи, такова: *Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth — восточносредиземный вид, *Agropyrum cristatum* (L.) Gaertn. — южносибирско-монгольский степной, *Allium polyrrhizum* Turcz. — гобийско-монгольский пустынно-степной, *Stipa krylovii* Roshev. — монгольский сухостепной, *S. breviflora* Griseb. — центральноазиатский, преимущественно горностепной вид, *S. purpurea* Griseb. — тяньшанько-тибетский вид.

[1] Наблюдения, проведенные в западной части хребта Рихтгофена и на северо-восточной окраине Наньшаня, очень беглые, но я решаюсь их публиковать в связи с тем, что в литературе о растительности этих районов сведений очень мало. К сожалению, в субальпийском поясе растения уже были в осеннем состоянии, что затрудняло их сбор и определение; в связи с этим растения из северо-восточной окраины Наньшаня в моих гербарных сборах отсутствуют.

[2] *Artemisia halodendron* с этого местонахождения отличается от монгольских образцов этого вида растопыренными ветвями соцветия и несколько более мелкими корзинками.

[3] Видимо, здесь встречается особая степная форма чия, питающаяся только за счет промачивания почвы дождевыми водами, отличная от более рослого долинного чия, живущего за счет грунтовых вод.

Кроме того, в этом сухостепном поясе были собраны: наньшаньский вид *Saussurea pulchra* Lipsch.,[1] а по дну сухой долины — центральноазиатский горный вид *Comarum salesovianum* (Steph.) Aschers. et Gr.

5. Степная и субальпийская растительность северо-восточной окраины Наньшаня

Бегло была осмотрена также степная и субальпийская растительность на северо-восточной окраине Наньшаня, в пределах района Тяньцзу

Со степными сообществами мы ознакомились по правому берегу р. Тацайгол на высоте 2630 м. Здесь на более сухих склонах с почвой у поверхности пылевато-суглинистой или щебнисто-пылевато-суглинистой располагаются разнотравно-ковыльные степи с господством *Stipa breviflora* и *S. capillata* s. ampl.; довольно много также *Agropyrum cristatum*, степного многолетнего разнотравья из родов *Oxytropis*, *Androsace*, *Dracocephalum*, *Phlomis* и др., а также степного полукустарничка *Artemisia frigida*. Рядом с этими степными сообществами на северном склоне располагается остепненная пустошь с господством *Cobresia* sp., *Leontopodium* sp. и с участием *Stipa capillata* s. ampl., *Ptilagrostis mongolica*, *Potentilla acaulis* и *Stellera chamaejasme*.

Интересно отметить, что здесь в составе степной растительности имеются виды, характерные для умеренно засушливых степей Забайкалья, Монгольской Народной Республики и Внутренней Монголии КНР: южносибирско-монгольский вид *Potentilla acaulis* L., казахстанско-сибирско-монгольский *Artemisia frigida* Willd. (последний является голарктическим степным видом, так как встречается также и в Северной Америке, но в Евразии его ареал может быть назван казахстанско-сибирско-монгольским) и даурско-монгольский вид, отсутствующий в западной части МНР, — *Stellera chamaejasme* L.

Субальпийский пояс мы осмотрели в районе пос. Тяньцзу, к востоку от него. Этот пояс начинается примерно с высоты 2800 м. Для него характерны заросли невысокого кустарника *Dasiphora* sp., в момент посещения принявшего уже осеннюю красноватую окраску. Среди кустарниковой лапчатки развит обычно довольно низкий травяной покров с преобладанием осоки и с участием злаков и обильного разнотравья (в том числе *Polygonum viviparum* L., видов *Bistorta*, *Leontopodium* и др.). Местами на мягких склонах гор развиты низкотравные сообщества субальпийских пастбищ. Так, например, на пологом склоне горы северо-восточной экспозиции было бегло осмотрено сильно стравленное скотом пастбище типа высокогорной пустоши, с низким разнотравно-птилагростисово-кобрезиево-осоковым травостоем,[2] с большим участием *Leontopodium* sp. и с хорошо выраженной сплошной дерниной. На этом склоне отчетливо заметна полигональная трещиноватость почвы, разбросаны бугорки байбаковин.

В субальпийском поясе по смытым склонам, откосам дорог, старым выбросам из нор землероев отмечались скопления центральноазиатского горностепного ядовитого ковыля *Stipa inebrians* Hance.

Даже эти весьма беглые наблюдения над степной и субальпийской растительностью северной части гор Наньшаня характеризуют ее как достаточно типичную для умеренно засушливых гор Центральной Азии: господство ковыльной степи (с преобладанием *Stipa capillata* s. ampl. и центральноазиатского вида *S. breviflora*) в среднегорном поясе и зарослей кустарников (*Dasiphora* sp.), горных лугов и птилагростисово-кобрезиево-осоковых пустошей — в субальпийском поясе.

Литература

Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 67. — Крашенинников И. М. (1949). О роде *Brachanthemum* DC. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, XI. — Лавренко Е. М. (1952). Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 8. — Лавренко Е. М. (1957). Растительность гобийских пустынь Монгольской Народной Республики и ее связь с современными геологическими процессами. Бот. журн., 9. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровские чтения, XV. — Лавренко Е. М. и Н. И. Никольская (1963). Ареалы некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений и вопрос о ботанико-географической границе между Средней и Центральной Азией. Бот. журн., 12. — Лавренко Е. М. и А. А. Юнатов. (1960). Природные оазисы в пустыне Заалтайской Гоби (Монгольская Народная Республика). Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции (сборник). — Новопокровский И. В. (1950).

[1] Как любезно мне сообщил С. Ю. Липшиц, это третье местонахождение *Saussurea pulchra* Lipsch.(=*S. bella* Lipsch. non Ling). Остальные два следующие: 1) Экспедиция П. К. Козлова в Центр. Азию, 1907—1909. Сев. часть провинции Ганьсу. Туй де тинь, по каменистому руслу. 10 X 1909. № 755. С. С. Четыркин (Гербарий БИН АН СССР, тип); 2) Kokonor Region: streambed gravel of Peitatung river, below, Peitatung, Alt. 9500 ft. Oct. 1925. № 13702. J. F. Rock (Eastern Tibet). (Герб. Ньюйоркского ботанического сада).

[2] Птилагростис — *Ptilagrostis mongolica* (Turcz.) Griseb.

Астеротамнус — *Asterothamnus* Novopokr., новый род сем. сложноцветных из Центральной Азии. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, XIII. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 39. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 56.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 VII 1966).

УДК 580.006 : (420)+(411/414)

Н. А. Аврорин

ПО БОТАНИЧЕСКИМ САДАМ АНГЛИИ И ШОТЛАНДИИ

N. A. AVRORIN. THROUGH THE BOTANIC GARDENS OF ENGLAND AND SCOTLAND

Работая много лет в системе ботанических садов СССР, я, как и мои товарищи, давно стремился познакомиться со знаменитыми «королевскими» (общегосударственными) ботаническими садами Британии, расположенными в предместье Лондона — Кью и в столице Шотландии Эдинбурге. Поэтому я с радостью принял предложенное мне место в туристической группе Союза советских обществ дружбы и культурных связей с зарубежными странами. Нам предстояло быть гостями 127-й годичной конференции Британской ассоциации для развития науки, подобной нашему обществу «Знание». Остатки времени короткого 10-дневного пребывания в стране планировалось отдать осмотру Лондона, Кембриджа, Глазго и Эдинбурга.

Зная по опыту, как трудно бывает удовлетворить специальные интересы каждого участника в смешанных группах туристов, я питал надежду осмотреть хотя бы один, в лучшем случае два ботанических сада. Поэтому я особенно благодарен представителям Интуриста и британской туристической фирмы, а также британским коллегам, ознакомившим меня с четырьмя ботаническими садами.

Всего 3 ч. 40 м. понадобилось самолету ТУ-104Б, чтобы доставить нас 31 августа 1965 г. из Москвы в Лондон. В огромном аэропорту, обслуживающем 52 международные линии, мы довольно быстро прошли пограничные и таможенные формальности. Уже через два часа после посадки мы сидели в зале посольства СССР в центре города и слушали рассказ о современной Англии. Затем устроились в гостинице «Эмбаси Хоутел» и остаток дня бродили по Кенсингтонскому парку, Гайд-парку и по торговой Оксфорд-стрит.

Здесь, на широте Воронежа и Саратова, царит теплый океанический климат с положительными среднемесячными температурами в течение всего года.

В парках и палисадниках растут деревья и кустарники, которые мы привыкли видеть на черноморском побережье Кавказа и Украины: *Ailanthus altissima* Swingle, *Aucuba japonica* Thunb., *Hibiscus syriacus* L., *Hydrangea macrophylla* DC., *Ilex aquifolium* L., *Platanus acerifolia* Willd., *P. orientalis* L., *Sophora japonica* L. Стены оплетают *Hedera helix* L. и *Wisteria floribunda* (Willd.) DC.

Утром 1 сентября автобус повез нас за 70 км к северу, в Кембридж. Город возник около тысячи лет назад у моста через реку Кем, откуда и произошло его название. Постройки разных стилей и эпох: романские, нормандские, английской готики и современные делают его заповедником архитектуры. Главная достопримечательность города — его знаменитый университет, основанный в начале XIII в. Из 80 тыс. жителей 10 тыс. составляют студенты, среди которых девушек только около тысячи. Учение и содержание студентов здесь под силу только богатым родителям и принимают сюда с большими ограничениями.

Студенты живут, независимо от факультета, в 22 закрытых общежитиях-колледжах. Каждый колледж имеет свою библиотеку, столовую типа монастырской трапезной, свою церковь и большой парк с огромными полянами. За учением и поведением каждых 5—7 студентов следит воспитатель-тютор. Каждый колледж отличается архитектурой и своим флагом.

Каникулы еще не кончились, и нас разместили каждого в отдельной студенческой «келье» колледжа Сент-Джон, основанного в 1511 г.

Вечером в городском кинотеатре состоялось торжественное открытие конференции. Под величественную музыку органа на эстраду проследовали по сходням из зала члены президиума в разноцветных мантиях. Шли они по нескольку, с промежутками минут через 10, играла музыка. Мэр Кембриджа в военной форме с массивной цепью на груди приветствовал ассоциацию от имени города. После этого новый президент ассоциации произнес речь «Наука и ученые», в которой среди столпов науки назвал И. П. Павлова. Бывший президент поблагодарил за речь, прозвучал национальный гимн, президиум в том же порядке покинул через зал эстраду и заседание кончилось.

В следующие дни мы принимали участие в секционных заседаниях, были на приемах и осматривали город и некоторые колледжи. В большой библиотеке Тринити-колледжа стоит изваяние Байрона и бюсты ученых и государственных деятелей, учившихся здесь, хранятся личные вещи, книги и приборы Ньютона, в том числе его телескоп.

В Ботанический сад Кембриджского университета меня пригласили 3 сентября к 15 часам. Лил проливной дождь, и мы с д-ром Гильмуром, заведующим садом, осматривали его под зонтами. О фотографировании нечего было и думать. Это удалось компенсировать через день — в воскресенье, в редкий за время нашей поездки солнечный день.

Сад основан в 1761 г. на площади около двух га в центре города; в 1846 г. он был перенесен на окраину города и сейчас занимает около 20 га на гравийной карбонатной аллювиальной равнине.

Кембридж отличается от большинства мест Британии более сухим и жарким климатом. Здесь лучше растут ксерофиты, но несколько хуже голосемянные. Однако очень хороши в Саду крупные густокронные деревья всех трех основных видов — *Cedrus*, *Cryptomeria japonica* D. Don, *Cupressus sempervirens* L., *Ginkgo biloba* L., *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng (около 9 м выс.), *Pinus monophylla* Torr. et Frem., *Podocarpus andinus* Poepp., *Taxodium distichum* Rich., *Taxus baccata* L. и др. Из ксерофитных деревьев и кустарников хорошо растут американские *Artemisia tridentata* Nutt., *Castanopsis chrysophylla* DC., *Ceanothus rigidus* Nutt. и др.; средиземноморские *Ephedra major* Host. *Jasminum fruticans* L., *Medicago arborea* L., *Quercus ilex* L., *Spartium junceum* L. и др.

Сад славится своей коллекцией деревьев и кустарников, многие из которых представлены лучшими в Британии экземплярами, например *Pinus gerardiana* Wall., *Xanthoceras sorbifolia* Bunge или *Viburnum tinus* L. Коллекция сгруппирована по семействам.

Посреди небольшой поляны у главного здания стоит молодая яблоня — прямой вегетативный потомок знаменитой яблони Ньютона.

Успешно растут бамбуки *Phyllostachys viridi-glaucescens* A. et C. Riviere, *Pleioblastus viridi-striatus* Makino var. *vagans* Nakai, *Pseudosasa japonica* Makino и единственный вид пальм *Trachycarpus fortunei* H. Wendl.

Травянистые растения рассеяны между деревьями и сосредоточены на систематическом участке (по системе Декандоля) на грядках неправильной формы и на горках.

В Саду созданы с 1911 по 1920 г. и строятся вновь большие горки, где растения сгруппированы по географическому принципу: южно-африканские, новозеландские, североамериканские, европейские. Недавно создан отдельный участок из эндемичных растений Югославии, привезенных с известняков района Долина.

Очень интересна коллекция хронологическая: на извилистой рабатке высажены растения, интродуцированные в Британию до XV в., затем — в XV, XVI, XVII, XVIII, XIX и XX вв. Прямоугольные участки между теплицами, открытые только к югу, используются для полувыносливых в условиях Кембриджа растений.

Здесь растут новозеландские кустарниковые вероники — *Hebe* sp. div., *Mandragora officinarum* L., *Capparis spinosa* L., *Camellia japonica* L., *Myrtus communis* L., *Phormium tenax* Fost., *Drimys winteri* Forst., *Crinum* sp. div.; описанная здесь в культуре мексиканская *Opuntia cantabrigiensis* Lynch. и другие виды опунций, которые на зиму прикрываются, *Bauhinia yunnanensis* Franch., *Poncirus trifoliata* Raf. и др.

Тепличный блок состоит из 12 отделений, соединенных коридором со стеклянной кровлей. По обеим сторонам его — рабатки с папоротниками и другими растениями. В стеяном шкафчике — справочная литература для пользования только на месте.

В субтропической теплице растения размещены географически: из Новой Зеландии, субтропиков Азии, Макаронезии, Средиземноморья, субтропиков Америки и Австралии. Это главным образом жестколистные деревья и кустарники. На лето их выносят наружу. Центральную группу образуют древовидные папоротники *Dicksonia antarctica* Labill., хвойные *Agathis obtusa* и *Araucaria araucana* C. Koch и европейская пальма *Chamaerops humilis* L. По столбам вьются макаронезийские лианы *Semele androgyna* Kunth из лилейных и *Rumex lunaria* L.

В прохладной папоротниковой теплице — основная коллекция папоротников, немного цветковых и в маленьких аквариумах — водные растения.

В так называемой «консерватории» — сменная выставка цветущих растений для учебных и эстетических целей.

В одной из самых теплых теплиц сосредоточены полезные растения влажных тропиков. В другой, пальмовой, теплице демонстрируют растения дождевого тропического леса. В тропической аквариумной — водные тропические растения. Затем следует тропическая папоротниковая со многими эпифитными папоротниками и коллекцией селагинелл.

В орхидной теплице, кроме многих представителей сем. *Orchidaceae*, есть прекрасные южноамериканские *Aristolochia leuconeura* Lind. и *A. elegans* Mast. и растения других семейств, в том числе коллекция *Codiaeum* и других растений с цветными листьями.

Суккулентным растениям отведены две теплицы с разным температурным режимом.

Есть еще три теплицы, подобных которым у нас пока нет. Это теплицы для коллекции печеночников — *Hepaticae*, для тонколистных папоротников — *Hymenophyllaceae* и так называемая «альпийская», без отопления, построенная в 1925 г., открытая только с начала года до июня. Альпийские и некоторые другие растения здесь прекрасно развиваются и цветут, защищенные от резких колебаний температуры.

Сад входит в состав ботанической кафедры университета и имеет гербарий интродуцентов, небольшую библиотеку; в его штате садоводы и несколько научных сотрудников.

Мы пробыли в Кембридже пять дней — половину нашего срока пребывания в Британии. Последний день пришелся на воскресенье, соблюдаемое здесь очень строго. Все, в том числе и ботанический сад, было закрыто. Но мне и нескольким моим спутникам вход в Сад открыла визитная карточка советского ботаника.

После завтрака вся группа проехала на автобусе в городок Или. Здесь мы осмотрели собор XI—XII в., поражающий своими размерами: длина его 179 м, высота 24 м. В соборе прекрасные витражи. Рядом с ним дом, где жил Кромвель.

После обеда мы автобусом вернулись в Лондон, остаток дня бродили группами, смотрели два традиционных воскресных зрелища. Первое — выставка-продажа картин на стене Кенсингтонского парка; авторы сидели по другую сторону тротуара в машинах или на скамеечках, ожидая покупателей; зрителей было достаточно, но мы увидели только одного покупавшего. Второе зрелище — выступление ораторов в Гайд-парке недалеко от Мраморной арки. На довольно истоптанном газоне, замусоренном газетами, небольшие толпы окружали деревянные переносные лесенки-трибуны, с которых с надрывом кричали ораторы.

Утром 6 сентября мы прилетели в Глазго, самый крупный город Шотландии, ее финансовый и промышленный центр. Здесь мы провели сутки. По дороге в гостиницу нам показали роскошное здание муниципалитета, отделанное цветным итальянским мрамором, венецианской мозаикой и дорогими тропическими породами дерева. К сожалению, на ознакомление с этим предметом гордости шотландских богачей мы потратили больше времени, чем на скоростной пробег по Национальному музею.

Наша гостиница, Букингемская, оказалась рядом с Ботаническим садом, и после обеда я вместо осмотра города пошел в Сад. Дождь лил, как из ведра, и я рискнул сделать только один снимок. Несмотря на непогоду, куратор Сада Е. В. Кэртис показал мне все, что мог. Он — единственный научный сотрудник, по образованию садовод. В штате Сада 42 садовника.

История Ботанического сада в Глазго была очень сложной. Он с самого основания связан с университетом этого города, но никогда не принадлежал ему. Основал Сад первый ботаник округа Клайд Томас Гопкирк 15 мая 1817 г. Это было учреждение специально созданного за год до этого Общества, собиравшего средства по подписке. С 1821 по 1841 г. профессором ботаники университета в Глазго был Вильям Гукер, сделавший очень много для развития Сада. Растения многих видов были интродуцированы им здесь и многие виды описаны. Гукеровский период считается самым плодотворным в истории Сада. Вследствие быстрого роста города Сад в 1839—1842 гг. был перенесен на новое место, где он и находится сейчас. Сад был открыт постоянно для членов Общества и их семей за годовой взнос в 1 гинею (21 шиллинг), для посторонних — только по воскресеньям за плату в 1 шиллинг. Позже была установлена льготная плата для рабочих за посещение Сада в размере 1 пенни.

В 1871 г. Общество заключило договор с неким Джоном Кибблем. Киббль передал Саду свою большую теплицу, за свой счет перевез ее и установил. За это он получал 50% дохода Сада. В этой теплице устраивались собрания и выставки садоводства. В 1881 г. Общество откупилось от наследников Киббля. Для этой цели и для капитального ремонта основного блока теплиц взяли ссуду у муниципалитета. Через 6 лет город отобрал Сад за долги. Университет продолжает научное шефство над Садом и использует его в учебных целях. С конца XIX в. площадь его увеличилась до 16 га.

Общая площадь теплиц около 0.5 га. Самая большая из них (почти $^1/_4$ га) — «Дворец Киббля». В центральной высотной части растут австралийские и новозеландские древовидные папоротники, уникальные по высоте — до 15 м — гордость Сада. Под ними — коллекция мхов и печеночников. Вокруг — коллекция сортов *Camellia japonica* L. В коридоре и в отдельных секциях сосредоточены растения других субтропических районов.

Главный блок теплиц состоит из 11 строений. При входе в каждую теплицу висит табличка с перечнем цветущих в данное время растений.

Сменная выставка цветущих растений в «консерватории» удовлетворяет эстетические потребности посетителей в течение круглого года. Также круглый год полно цветов в орхидной теплице. Специальная теплица отведена бегониям. В четвертой — различные субтропические растения, в том числе полезные и насекомоядные и некоторые паразиты. Пятая — для суккулентов: посередине ее размещены крупные цереусы и молочаи, вокруг них — родичи и суккулентные представители других семейств. Пальмовая теплица, кроме пальм, содержит цикадовые, бананы, фикусы, непентесы и другие растения влажных тропиков. Следующая теплица демонстрирует хозяйственно ценные растения тропиков и отчасти субтропиков. В восьмой теплице — тропические папоротники, монтаж на стене показывает цикл развития папоротников. Девятая теплица с очень высокой температурой содержит декоративнолистные растения (виды и культивары) — *Codieum*, *Caladium*, *Sanseviera*, *Peperomia* и др. Кроме них, здесь же размещены некоторые красиво цветущие лианы и кустарники: *Allamanda cathartica* L., *Hibiscus schizopetalus* Hook. f. и др. В десятой теплице — сменная выставка цветущих тропических растений. Здесь же показывают движения растений на *Mimosa pudica* L. и *Desmodium gyrans* DC. В последней теплице блока — бассейны с викторией, лотосом и другими водными растениями тропиков. Между бассейнами — представители сем. *Araceae*, *Cucurbitaceae* и *Bromeliaceae*, в том числе так называемый «испанский мох» — *Tillandsia usneoides* L.

В кругах ботаников славится особая теплица тонколистных папоротников. Здесь царит спертая, предельно влажная атмосфера. Поскольку ее изящные обитатели не выносят сквозняков, публику сюда не пускают. Замечательны миниатюрные древовидные *Leptopteris superba* (Col.) Pr. и *L. hymenophylloides* (A. Rich.) Pr. из Новой Зеландии высотой всего до 45 см и 100-летнего возраста. Маленькие *Hymenophyllaceae* посажены на облицовку стен из дикого камня, имитирующую скалы и гроты.

Парк имеет холмистый рельеф и пересечен долиной р. Кельвин. На крутом южном склоне сохранился почти девственный участок широколиственного леса из бука, ясеня и ильма с естественным травянистым покровом, с участием *Digitalis purpurea* L. и *Vinca minor* L. Имеется систематический участок из травянистых растений, расположенных по системе Бентама и Гукера; маленький скалистый сад и недавно созданный «травник» — типа старинных садов лекарственных, кулинарных и красильных растений.

Вечер 6 сентября вся наша группа провела в Обществе дружбы Шотландия—СССР. Маленький зал Общества был переполнен. Прием был исключительно теплым. Нам пели шотландские и советские песни, в том числе песни Бернса, один из нас пел украинские песни.

Утром 7 сентября автобус повез нас с западного побережья Шотландии на восточное — в Эдинбург. По дороге под дождем мы осмотрели руины замка шотландских королей Линлитгоу, где родилась Мария Стюарт. Замок построен в 1408 г. и сгорел в 1746 г. Ближе к городу наше внимание привлекли два гигантских моста через залив Ферт-Форт.

В Эдинбурге, на пороге гостиницы Лермут, занимающей целый квартал, нас встретил игрой на волынке пожилой рыжеватый блондин в национальном костюме — клетчатой юбочке и медвежьей шапке.

После обеда мои спутники поехали осматривать город, а я отправился в Ботанический сад. Директор сада проф. Флетчер, президент всемирной ассоциации ботанических садов, был предупрежден о моем приезде по телефону из Кембриджа д-ром Гильмуром и, несмотря на нездоровье, показал Сад.

Королевский ботанический сад в Эдинбурге старше Лондонского (Кью) и уступает по возрасту из всех британских садов только Оксфордскому. Он ведет свое начало с аптекарского огорода, заложенного в 1670 г. На современной территории, третьей по счету, он существует с 1820 г. С 1865 г. площадь Сада достигла нынешних размеров — около 30 га.

Оба королевских сада отличаются от университетских и городских прежде всего своей основной задачей — исследовательской, особенно в области систематики и географии растений, а также службой точного определения растений и ролью распространителей растений по всему Британскому содружеству и другим странам.

Эдинбургский ботанический сад переживает счастливое время обновления своей материальной базы: в 1964 г. открыто новое здание Гербария с современным оборудованием; бо́льшая часть теплиц ликвидирована и на их месте строится новая современная кондиционированная теплица более чем на $1/4$ га. Уровень кровли будет общий, а разница высоты отдельных секций будет достигнута разным уровнем грунта. Из-за перестройки теплиц вся коллекция теплолюбивых растений была сконцентрирована в остающихся старых теплицах, ставших поэтому недоступными для осмотра.

Гербарий оборудован стальными герметическими шкафами с магнитным запором. В нем хранится около 2 млн листов, в том числе богатейшая коллекция из Юго-Западного Китая, Гималаев и Юго-Западной Азии, исследованием которых много лет занимается коллектив Сада. Библиотека содержит около 40 тыс. томов, в том числе много советских и дореволюционных русских изданий. В этом же здании размещены лаборатории микологии, цитологии и фотографическая.

Коллекции растений в открытом грунте очень богаты. Одна из них, так называемый вересковый сад, содержит около 30 форм *Calluna vulgaris* Hill, цветение которых продолжается с июня до октября, а окраска цветков, опушение и размеры стеблей и листьев сильно варьируют; здесь представлены также около дюжины форм *Erica vagans* L., цветущие с марта по май, формы ирландской *E. mediterranea* L., сорта *E. carnea* L. с гор Центральной и южной Европы, 2-метровая *E. australis* L. из Испании, подмерзающая в суровые зимы *Dabosecia cantabrica* K. Koch и др. Они обеспечивают круглогодичное цветение.

Рокарий, или каменистый сад, огромен — он занимает почти гектар и содержит богатейшую коллекцию растений скал, ущелий и каменистых россыпей. Заложенный в конце прошлого века он продолжает расширяться. Как и в Лондоне, здесь среднемесячные температуры в течение всего года держатся выше нуля, не бывает ни больших морозов, ни жары, воздух постоянно влажен. В этих условиях хороший дренаж на горках обеспечивает отличное состояние растений разных зон — от арктической до субтропической, даже таких, как средиземноморские *Genista hispanica* L. и *Morisia monanthos* (Viv.) Barbey, новозеландские кустарниковые вероники *Hebe* spp., *Celmisia* spp. и подушковидное зонтичное *Azorella trifurcata* Pers. с юга Южной Америки. Богато представлены такие роды, как *Rhododendron* (серии *Lapponicum*), *Citisus*, *Cotoneaster*, *Allium*, *Campanula*, *Gentiana*, *Pentstemon*, *Primula*, *Saxifraga*, *Sedum*, *Sempervivum*.

Лесной участок предназначался под коллекцию хвойных деревьев, но они плохо растут в задымленной атмосфере большого города. На участке стали преобладать вечнозеленые кустарники, главным образом рододендроны, цветущие с января до августа. Здесь, а также на аллее рододендронов, в роще и на лужайке азалий собрана богатейшая коллекция рододендронов — более 400 видов, не считая гибридов. Под пологом кустарников и между ними высажены лесные травянистые многолетники из разных стран: лилии, примулы, баданы и др.

Торфяный участок создан из светло-коричневого пушицевого торфа в виде неправильной формы террас. На них культивируют главным образом кустарники из вересковых, альпийские примулы, наземные орхидеи, карликовые лилии и меконопсисы.

Роща из бука и других листопадных деревьев насажена в начале 30-х годов нашего века для защиты интродуцентов из Юго-Восточной Азии. Позже буки прорежены и частью заменены сосной. Кроме преобладающих и здесь рододендронов, растут и цветут гималайская *Viburnum grandiflorum* Wall., корейская *V. carlesii* Hemsl., несколько видов азиатских магнолий и несколько видов *Hydrangea*. Под их пологом — коллекция *Meconopsis*, *Lilium* и *Primula*, богатством которых сад славится наряду с коллекцией *Rhododendron*.

Коллекция деревьев и кустарников, кроме названных участков, рассредоточена по саду в не до конца выдержанных систематических группах. Хвойные гораздо лучше растут в отделении Сада в Бенмор в графстве Аргайл. Но и в Эдинбурге достаточно хороши такие экзоты, как *Araucaria araucana*, *Cryptomeria japonica*, *Podocarpus andinus* Popp., *Saxegothaea conspiqua* Lindl., *Torreya californica* Torr. и др. Из покрытосемянных интересны выносливые в Эдинбурге *Pseudosasa japonica* Makino, *Trachycarpus fortunei* Wendl., *Tetracentron sinense* Oliv., *Eucalyptus pauciflora* Sieb., 10 видов *Nothofagus*, 60 видов *Quercus* и др.

За 4-метровой живой изгородью из *Ilex aquifolium* L. находится так называемый демонстрационный сад. Он создан для пропаганды некоторых основных понятий биологии растений и показа некоторых хозяйственных групп. Демонстрируются разные способы рассеивания плодов и семян: с помощью ветра (*Papaver*, *Campanula*, *Lychnis*, *Rumex*, *Clematis*, *Tragopogon*, *Deutzia*, *Epilobium*), с помощью выбрасывающего механизма (*Ecballium*, *Impatiens*, *Viola*, *Geranium*, бобовые).

Растения, показывающие распространение семян и плодов с помощью животных, рассажены по группам, характеризуемым переносом внутри и снаружи животного организма с подразделением по различным приспособлениям растений к этому. Отдельно высажены растения, распространяемые муравьями.

Так же детально представлены разные приспособления к самоопылению и к перекрестному опылению ветром, насекомыми и птицами.

Происхождение и развитие сортового многообразия культурных растений показано на примерах родов *Gladiolus*, *Viola*, *Antirrhinum* и *Dendranthema*.

Бо́льшую часть демонстрационного сада занимает систематический участок, созданный прежде всего в расчете на студентов. Специальная брошюра обращает внимание на родственные связи семейств и на конвергенцию, мешающую их обнаружить.

Из экономических групп показаны растения для ароматической приправы, ядовитые и раздражающие, кормовые, злаки различного значения (пищевые, кормовые, мелиоративные, декоративные), декоративные однолетники, кустарники для живой изгороди, почвопокровные растения.

Утром 8 сентября мы прилетели в Лондон. Я был приглашен в Ботанический сад в Кью на утро 10-го, и поэтому два дня вместе со всей группой выполнял туристскую программу. Мы осмотрели в Британском музее египетский и греко-римский отделы и библиотеку с читальным залом, где работали Маркс и Ленин. Потратили много времени на галлерею «современного» искусства Тэт и очень бегло осмотрели действительные сокровища искусства в Национальной галлерее. Побывали в крепости-тюрьме Тауэр, видели здание парламента и Вестминстерского аббатства, Букингемский дворец и смену караула у него. В свободные часы много бродили по Лондону. Были в гостях у членов Британско-советского общества и в квартире у одного из его членов.

Наконец наступил долгожданный час визита в богатейший в мире ботанический сад, ровно 60 лет тому назад подробно описанный В. И. Липским. Директор его, сэр Джордж Тэйлор, был в отпуске в Шотландии, и меня принял его заместитель проф. Хаббард, заведующий гербарием и библиотекой.

Официальное название сада «Королевские ботанические сады Кью» происходит от названия деревни Кью, давно поглощенной растущим Лондоном. Множественное число объясняется тем, что сад развился из усадеб двух загородных королевских дворцов — Кью и Ричмондского.

Датой основания Сада считается 1759 г., хотя уже с 1730 г. на этом месте был дворцовый сад. В последней четверти XVIII в. и в начале XIX бо́льшую роль в развитии Сада играл Джозеф Бэнкс, участник путешествий капитана Кука, позже — советник короля по науке. Благодаря ему с каждым исследовательским кораблем посылался ботаник для сбора растений и семян для Сада и снаряжались специальные ботанические интродукционные экспедиции. Вследствие этого уже в те времена Сад становится одним из важнейших ботанических центров. В 1813 г. в нем числилось 9800 видов.

В 1841 г. Сад перешел в ведение государства, и его первым и вторым директорами стали один за другим отец и сын Гукеры (до 1885 г.). Бо́льшая часть современных насаждений создана при них.

Сад занимает около 120 га бедной песчаной почвы в юго-западной части Лондона на правом берегу Темзы. Рельеф создан вручную; с помощью армии были вырыты

пруды и долины, насыпаны холмы. Постройки, включая теплицы, разбросаны группами по всей территории. Многим из них более 200 лет.

Единого плана посадок нет, как нет и выдержанной системы расположения растений в теплицах. Понятно, как это сложилось исторически, но едва ли можно согласиться с В. И. Липским, что так и должно быть.

Сад Кью, как и Эдинбургский, прежде всего исследовательское учреждение по систематике, географии растений, интродукции и ресурсоведению. Он несет службу информации по основной и прикладной ботанике, в частности по точному определению растений и растительных продуктов. Он снабжает семенами и посадочным материалом страны Британского содружества и всего мира и содействует переносу полезных растений из одной страны в другую. Для этой цели в специальных семи теплицах проходят карантин и размножаются новые сорта дерева какао, банана и других тропических растений. В свое время Сад перебросил в западное полушарие сахарный тростник и хлебное дерево, а в восточное — хинное дерево, папайю, каучуконосы.

Посещаемость Сада широкой публикой колоссальна — до миллиона человек в год. Службы экскурсоводов нет. Посетители, если не просто отдыхают, обходятся путеводителями и хорошим этикетажем. Осмотр мы начали с Гербария. Здание его снаружи очень скромное, из красного кирпича, бывший охотничий домик одного из герцогов, оно трижды увеличивалось пристройками с 1877 по 1931 г. Внутри — трехсветные залы с хорами вместо второго и третьего этажей, куда ведут по углам винтовые лестницы. Здесь в деревянных шкафах хранится около 7 млн гербарных листов. Растения не прикреплены, как у нас, полосками бумаги и нитками, а наклеены всей поверхностью. Образцы каждого рода распределены по географическим областям, а в пределах их — по видам. 15 тыс. банок с заспиртованными образцами плодов и цветков хранятся в этих же залах.

Библиотека Сада оспаривает первенство у библиотеки нашего Ботанического института. В ней 60 тыс. переплетенных томов, более 80 тыс. оттисков и 6.5 тыс. географических карт. Большую ценность имеют 150 тыс. рисунков растений: оригинальных, вырезанных из книг и журналов, копированных от руки и фотографий. Они переплетены в большие альбомы по системе. Огромную графическую коллекцию растений представляют также изданные здесь гукеровские «Icones plantarum» в 36 томах (3.600 видов) и издающийся здесь с 1841 г. грандиозный Кэртисовский «Botanical Magasin».

Сад давно издает свой бюллетень (вышло 80 томов), серию «Флор» бывших британских владений, широко известные справочные издания «Index kewensis» с его дополнениями по пятилеткам — перечень всех описанных в мире цветковых растений, а также перечень всех изображений растений с 1753 по 1935 г. — так называемый «Index Londinensis».

Научный персонал Гербария специализируется преимущественно по регионам.

Второй отдел — экономической ботаники — изучает вопросы хозяйственного применения растений, ведет определение растительных продуктов, присылаемых для экспертизы, осуществляет обмен полезными растениями между странами содружества (например, сортами банана и какао) и ведает тремя музеями: полезных однодольных, полезных двудольных и древесины и изделий из нее. К сожалению, музеи мне не пришлось видеть, как и картинную галлерею Марианны Норт.

Третий отдел — Джодрелевская лаборатория — существует с 1876 г. и теперь помещается в новом здании, открытом в 1965 г. Лаборатория ведет исследования по сравнительной морфологии и анатомии растений, по цитологии, биохимии, в частности осуществляет экспертизу пищевых продуктов. Начаты исследования по светокультуре, по дымоустойчивости, по семенному и вегетативному размножению, по влиянию гиббереллина. В лаборатории хранится большая коллекция анатомических срезов.

В этом же новом здании создан прекрасный лекторий на 200 мест с новейшим оборудованием, позволяющим лектору, не сходя с места, управлять проекционным аппаратом, освещением и затемнением зала.

Четвертый отдел — собственно ботанический сад. По официальным данным, в нем растут представители 25 тыс. видов, а с формами и культиварами — до 45 тыс. таксонов. Если даже эти цифры несколько уменьшатся при тщательной сверке списков отдельных участков и проверке определения, сад останется богатейшим в мире. Особенно ценно то, что многие растения получены непосредственно с родины, в большинстве случаев — из бывших колоний.

Как и Эдинбургский, сад Кью славится большой коллекцией рододендронов, только здесь преобладают культивары. Сменяя друг друга, они цветут две трети года, начиная с января.

Дендрологическая коллекция разбросана по всему парку. Только некоторые роды имеют свои отдельные участки, подобно рододендронам: *Alnus*, *Berberis*, *Betula*, *Cistus*. *Clematis*, *Fraxinus*, *Hedera*, *Juglans*, *Lonicera*, *Populus*, *Quercus*, а также бамбуки, деревья и кустарники из бобовых и розоцветных, в том числе культурные розы.

Еще богаче, чем в садах Шотландии и в Кембридже, представлены здесь деревья и кустарники субтропической зоны. К растениям, упомянутым для тех садов, растущим также и в Кью, можно добавить *Cunninghamia lanceolata* Lamb., *Sciadopithys verticillata* Sieb. et Zucc., *Aesculus indica* Colebr., *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg., *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc. из Восточной Азии; *Libocedrus decurrens* Torr., *Aesculus californica* Nutt. из Калифорнии; *Podocarpus alpinus* R. Br. и *Eucalyptus gunnii* Hook. f. из Австралии; *Buddleia globosa* Hope и *Eucryphia glutinosa* (Poepp. et Endl.) Baill. из Чили. Очень много средиземноморских видов.

В саду немало старых деревьев, живущих в нем больше 200 лет: *Ginkgo biloba* L., *Platanus orientalis* L., *Quercus cerris* L. *Robinia pseudacacia* L.

Сад имеет отделение в Кенте, где хвойные растут лучше.

Травянистые растения, кроме разбросанных по всему саду, сосредоточены на систематическом участке в количестве около 6 тыс. видов и культиваров. Они выращиваются на параллельных грядках.

Фрагментами экологической системы посадок служат рокарий, меловой участок, водные и прибрежные участки, вересковый участок и полудикий участок леса.

Рокарий или скалистый сад заложен Джозефом Гукером в 1882 г. из известняка и выветривающихся валунов. Он был не один раз переделан и расширен с добавлением песчаника. Холмы и долины с ручьями, островок и болотце создают разнообразие условий, благоприятных для растений различной экологии. Здесь содержится богатая коллекция альпийских и среднегорных растений стран холодного, умеренного и субтропического климата.

Для водных растений предназначены четыре водоема: большой, около 2 га, пруд, соединенный под землей с Темзой, с островами, заселенными водоплавающими птицами; меньший пруд, так называемый водный сад, и пруд кувшинок. Их берега засажены *Taxodium distichum* Rich., *T. mucronatum* Tenore, видами *Salix*, *Populus*. *Alnus*, *Lythrum salicaria* L., *Typha* spp., *Acorus calamus* L. и др.

На 15 га усадьбы бывшего королевского коттеджа сохраняется дубово-буковый лес в почти девственном состоянии.

Англичане употребляют название «оранжерея» в его первоначальном смысле — помещения для цитрусовых. В Кью так называется здание, построенное два века назад, с большими окнами, без застекления кровли. Туда на зиму убирают цитрусы. Теплицы, или оранжереи в нашем смысле, имеют общую площадь больше 2 га. № 1 — ароидная, самая старая; в ней содержатся не только лианы и травы из сем. *Araceae*, но и другие растения влажного тропического леса — пальмы, *Bromeliaceae*, *Zingiberaceae* и др.; № 2 и 3 — папоротниковые, одна тропическая, другая субтропическая. Есть отделение тонколистных папоротников и выставка заростков; № 4 — «Консерватория» с сезонной выставкой цветущих растений. Постоянно растут здесь многие красиво цветущие лианы и кустарники из родов *Bougainvillea*, *Callistemon*, *Clerodendron*, *Fuchsia*, *Petrea*, *Stephanotis* и др.; № 5 — суккулентная; самое интересное растение среди богатейшей коллекции суккулентов и их спутников — *Welwitschia mirabilis* Hook. f., в возрасте около 100 лет.

Несколько теплиц собраны в Т-образный блок (№№ 7—14). В его центральной и наиболее жаркой части — бассейн с *Victoria amazonica* Sower и другими водными тропическими растениями. Бассейн прямоугольной формы, много меньше нашего. В 1929 г. миссис Хойт из Калифорнии подарила саду тепличку с кактусами и иными американскими растениями, которые она демонстрировала на выставке в Челси; стена этой теплички разрисована панорамой Мохавской пустыни. В остальных теплицах блока — прекрасная коллекция капских эрик, до 800 видов бегоний, много видов *Impatiens*, *Gloxinia*, *Saintpaulia*, *Ixora* и других красиво цветущих тропических растений. В особой теплице — красиволистные *Codiaeum*. Специальная теплица отведена видам *Nepenthes* в подвешенных корзинах, другая — видам *Drosera*, *Sarracenia*, *Darlingtonia* и прочих насекомоядных растений, третья — целиком занята видами *Pelargonium* и некоторыми их гибридами.

В четырех теплицах красуются орхидеи, которых здесь множество; выставляются только цветущие; эта коллекция расположена в географическом порядке. Две теплицы демонстрируют полезные растения тропиков и субтропиков. Отдельно стоят пальмовая и аквариумная теплицы. Теплица кувшинок, бывшая викторная, в большом круглом бассейне содержит виды и гибриды *Nymphaea*. Вокруг бассейна — коллекция *Hibiscus*, *Gloriosa*, *Bougainvillea*, многих *Cucurbitaceae* и др.

Большая пальмовая теплица построена в 1844—1848 гг. Ее длина около 110 м; высотная средняя часть возвышается на 22 м. Здесь собраны тропические пальмы и цикадовые. Среди последних — экземпляр *Encephalartos longifolius* Lehm., живущий в саду с 1785 г., со стволом высотой 4 м. Здесь же много других тропических растений из родов *Ficus*, *Gigantochloa*, *Heritiera*, *Pandanus*, *Saraca* и др. Бананы и папайя регулярно плодоносят.

На стеллажах — горшечные экземпляры растений тропических лесов и декоративные растения тропических садов.

Большая субтропическая теплица или «Зимний сад» состоит из нескольких отделений общей длиной около 200 м; высота центральной части 20 м. Закончена постройка в 1899 г.

Гималайское отделение содержит прекрасные гималайские и отчасти китайские рододендроны, кипарисы и бамбуки и другие гималайские деревья. Строгость географической экспозиции нарушают новозеландский *Phormium tenax* Forst., корсиканская *Helxine soleirolii* Req. и даже камчатский *Lysichitum camtschatcense* (L.) Schott. Сбоку — два аквариума с *Nymphaea*.

В отделении хвойных много представителей флоры южного полушария. В центральной части — самые крупные пальмы, древовидные папоротники и хвойные субтропиков. *Jubaea spectabilis* H. B. K. достигла высоты более 16 м при толщине ствола

80 см. В 1938 г. ее вынуждены были пересадить в более высокую часть теплицы. Почти такой же высоты *Araucaria cunninghamii* Sweet, *Agathis browni* (Lem.) Bail. и др.

Из менее высоких растений замечательны пальмы обоих видов — *Howea*, *Chamaerops humilis*, *Rhopalostylis sapida* Wendl. et Drude, столетние деревья *Camellia japonica* L. и *C. reticulata* Lindl., виды *Acacia*. Стены и колонны украшают лианы из родов *Cestrum*, *Jasminum*, *Passiflora* и многих других.

В южной, более светлой и теплой половине центральной части — сменная выставка цветущих фуксий, гибридных рододендронов, глориоз, пирамидального колокольчика и др. Тут же — прекрасные представители рода *Callistemon*.

Самая южная часть субтропической теплицы носит по старой памяти название Мексиканской теплицы. В ней собраны представители различных флор: макаронезийское «Драконово дерево» *Dracaena draco* L., восточноафриканское «Колбасное дерево» *Kigelia moosa* Sprague, австралийские *Grevillae*, южноафриканские *Sterlitziae*, новозеландские вероники — *Hebe* spp.

Сравнительно новая австралийская теплица имеет форму лежащего полуцилиндра длиной около 30 м, шириной 17 и высотой 10 м. Построена она из аллюминия и стекла и потому очень светла. Она предназначена в первую очередь для растений дождливых низменных районов Австралии. Здесь много представителей сем. *Casuarinaceae*, *Myrtaceae*, *Proteaceae*, *Rutaceae*, всех трех подсем. *Leguminosae*.

Неотапливаемая альпийская теплица используется зимой и ранней весной для сменной выставки цветущих горшечных экземпляров весенних луковичных и альпийских растений.

В ботаническом саду Кью я провел всего несколько часов и конечно мог осмотреть его очень поверхностно. Чтобы изучить его богатство сколько-нибудь обстоятельно, надо провести в нем, если не полтора месяца, как В. И. Липский, то хотя бы недели две. Другие три сада удалось осмотреть, к сожалению, в еще более краткие сроки.

В заключение некоторые примеры того, что было бы можно позаимствовать из опыта британских ботанических садов.

Прежде всего богатство коллекций интродуцированных растений в теплицах и в открытом грунте. Конечно, мягкий океанический климат не только Англии, но и Шотландии, позволяет многим субтропическим деревьям, включая пальму *Trachycarpus fortunei*, расти без укрытия на широте Москвы и Казани. Успехи английских интродукторов объясняются не только этим, но прежде всего энергичным поиском и привозом со всего света растений и семян. В открытом и в защищенном грунте имеется много растений всех зон обоих полушарий, богатые коллекции видов и сортов из родов *Begonia*, *Iris*, *Lilium*, *Meconopsis*, *Nothofagus*, *Pelargonium*, *Primula*, *Quercus*, *Rosa* и многих других.

Хотя британские ботанические сады, как и большинство советских, не могут похвалиться выдержанной системой в размещении растений, все же есть интересные фрагменты экспозиций: биологические группы демонстрационного участка Эдинбургского сада, хронологическая рабатка в Кембридже, великолепные каменистые горки с ручьями в Кью и Эдинбурге, торфяной участок в Эдинбурге и меловой в Кью, изумительные «вересковые сады» в обоих королевских садах и там же коллекции рододендронов, заповедные участки леса в Глазго и Кью, систематические участки в Кембридже и Кью, сад из старинных сортов в старинной же планировке в Кью и др.

В теплицах особого внимания заслуживают экспозиции тонколистных папоротников, особенно в Глазго, а также в Кью, экспозиция печеночников в Кембридже, огромные древовидные папоротники в Глазго, альпийские теплицы в Кембридже и Кью, богатые экспозиции полезных растений тропиков и субтропиков, особенно в Кью, и сменные выставки цветущих растений в «Консерваториях» и в тропических теплицах.

Эдинбургский сад и особенно сад Кью играли в прошлом и продолжают играть большую роль в обеспечении обмена полезными растениями между разными странами и в подготовке кадров садоводов как для своей, так и для других стран.

Литература

Липский В. И. (1901). Главнейшие гербарии и ботанические учреждения Западной Европы. — Липский В. И. (1906). Ботанические сады Мадрида, Лиссабона и Кью. — Garside G. H. a. E. W. Curtis. (1959). A Guide to Glasgow Botanic Gardens. — Gilbert-Carter H. (1947). A Guide to the University Botanic Garden. Cambridge. — Guide to the Demonstration Garden. (0000). Royal Botanic Garden, Edinburgh. — Hubbard C. E. (1959). Bicentenary of the Royal Botanic Garden. Kew. Endeaviur, XVIII, 71. — Royal Botanic Gardens Kew. 1759—1959. (1959). — Salisbury E. J. (1953). Centenary of the Herbarium and Library. Royal Botanic Gardens Kew. — Sealy J. R. (1959). Royal Botanic Gardens at Kew. Science, 129, 3360. — The Royal Botanic Garden Edinburgh. (1964). Edinburgh. — The Royal Botanic Gardens Kew. An illustrated guide. (1961). London.

(Получено 16 III 1966).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

В БЕЛОРУССКОМ ОТДЕЛЕНИИ ВБО

УДК 006.3 : 58.08 : 581.55

СОВЕЩАНИЕ ПО МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

6—10 июня 1966 г. в заповеднике «Беловежская пуща» состоялось совещание по методике изучения растительных сообществ, организованное Белорусским отделением ВБО. В совещании приняли участие ученые Ленинграда, Москвы, Киева, Тарту, Риги, Вильнюса, Каунаса, Тбилиси, члены Белорусского отделения из Минска, Гомеля, Бреста и других населенных пунктов БССР — всего 63 чел. Большую работу по подготовке совещания выполнили члены Беловежской лесоводственно-ботанической секции Белорусского отделения ВБО.

Программа совещания включала теоретические доклады по вопросам изучения растительных сообществ и работу на территории различных геоботанических объектов Беловежской пущи.

В своем выступлении акад. АН БССР **И. Д. Юркевич** подчеркнул, что решения майского Пленума ЦК КПСС ставят перед геоботаниками большие задачи, связанные с интенсивным использованием угодий, занятых естественной растительностью, с повышением их продуктивности. Эти задачи могут быть решены лишь на основе биогеоценотического подхода и изучению природных комплексов, выработки единых методов изучения растительного покрова, раскрытия сложных взаимосвязей между всеми компонентами биогеоценоза. В докладе «О стационарном изучении биологической и хозяйственной продуктивности травянистых растительных сообществ в лесной зоне» акад. ВАСХНИЛ **И. В. Ларин** предложил конкретную методику изучения природных сенокосов на двух фонах: природном целинном (или старозалежном) и улучшенном путем внесения удобрений или опрыскивания гербицидами. Доклад **А. А. Ниценко** «О понятиях фитоценоза и ассоциации» содержал анализ таких важных вопросов, как выделение качественно своеобразных единиц растительного покрова, мера однотипности фитоценозов, принципы и придержки при их разграничении, дефиниции фитоценоза, классификация растительных сообществ. **Н. В. Дылис** в докладе «О парцеллярной структуре лесных биогеоценозов и приемах ее изучения» обратил внимание участников совещания на необходимость раскрытия внутренней неоднородности биогеоценозов, что может быть достигнуто путем их парцеллярного анализа. О методах документации полевых геоботанических исследований доложил **В. В. Мазинг**. Методический доклад об изучении растительных сообществ в широколиственных лесах прочитал **Ю. П. Нешатаев**. Интересное сообщение о растительности Беловежской пущи сделал директор хозяйства **В. С. Романов**. Методы исследования типов лесных биогеоценозов, которыми пользуются геоботаники Белоруссии, и конкретные результаты исследования типов и ассоциаций черноольховых лесов были освещены в докладе **И. Д. Юркевича**, **В. С. Гельтмана** и **Н. Ф. Ловчего** «Биогеоценотический анализ черноольховых лесов Белоруссии». Исследованиям луговой растительности были посвящены доклады **Е. А. Кругановой** «Об исследовании лугов Белоруссии» и **П. М. Санько** «Бонитировка луговой растительности БССР», исследованиям болотной растительности — доклад **Л. П. Смоляка** «Вопросы болотоведения и мелиорация болот БССР».

Два дня было посвящено осмотру стационаров, экскурсиям и работе на лесных и луговых геоботанических объектах Беловежской пущи. Участники совещания провели описания фитоценозов по используемой ими методике, после чего производилось обсуждение полученных результатов и давалась согласованная оценка объекта. Работа в заповедных широколиственных, широколиственно-еловых, сосновых и черноольховых фитоценозах позволила непосредственно ознакомиться с методами и приемами изучения растительных сообществ, которыми пользуются геоботаники в разных местах Советского Союза, выявить имеющиеся различия или убедиться в однородности приемов изучения растительности. На заключительном заседании докладчики отмечали, что такая совместная работа принесла большую пользу и взаимно обогатила их.

Участники совещания приняли резолюцию, которая ориентирует геоботаников на углубленное изучение сообществ естественной растительности, взаимосвязей между растительным покровом и условиями среды, на разработку единых методов изучения растительных сообществ с целью повышения их продуктивности.

Белорусское отделение ВБО, Минск.

Ученый секретарь Белорусского отделения ВБО *В. С. Гельтман.*

(Получено 8 VIII 1966).

УДК 006.22

ОРГАНИЗАЦИЯ СЕКЦИИ МИКОЛОГИИ И ФИТОПАТОЛОГИИ В БЕЛОРУССКОМ ОТДЕЛЕНИИ ВБО

Ботаники Белоруссии, ведущие исследования в области микологии и фитопатологии, работают в различных научно-исследовательских и учебных заведениях республики. С целью координации работ, взаимной научной информации, углубления исследований в этой отрасли ботаники Совет Белорусского отделения ВБО решил организовать специальную секцию. Организация ее была поручена членам Общества, работающим в Отделе физиологии и систематики низших растений АН БССР.

Организационное совещание секции состоялось 22 июня 1966 г. под председательством чл.-корр. АН СССР **В. Ф. Купревича**. Во вступительном слове он отметил важность организации секции и очертил перспективы ее работы. По его предложению она названа Секцией микологии и фитопатологии Белорусского отделения ВБО. Бюро секции избрано в следующем составе: чл.-корр. АН СССР В. Ф. Купревич (председатель), Т. А. Щербакова (зам. председателя), С. В. Горленко (ученый секретарь), члены — акад. АН БССР Н. А. Дорожкин, З. Н. Кудряшева, З. И. Ремнева, Н. И. Федоров, Н. И. Чекалинская.

Секция в настоящее время объединяет 31 человека — членов ВБО, работающих в Отделе физиологии и систематики низших растений АН БССР, Центральном ботаническом саду АН БССР, Белорусском государственном университете им. В. И. Ленина, Белорусском научно-исследовательском институте овощеводства, плодоводства и картофеля (г. Минск), Белорусском научно-исследовательском институте лесного хозяйства (г. Гомель), Гродненском сельскохозяйственном институте, Белорусском научно-исследовательском институте земледелия (г. Жодино), Могилевской областной сельскохозяйственной опытной станции (пос. Дашковка). Было решено привлечь к работе секции микологов и фитопатологов других научных и производственных учреждений.

На первом заседании секции заслушаны доклады **Н. А. Дорожкина** «О современном состоянии и задачах фитопатологических исследований в Белоруссии» и **Т. А. Щербаковой** «О состоянии исследований по физиологии больного растения».

Намечен план дальнейшей работы секции. Заседания ее будут созываться один раз в три месяца.

Т. А. Щербакова.

(Получено 8 VIII 1966).

УДК 006.22(062.2)

НОВЫЕ ИЗДАНИЯ БЕЛОРУССКОГО ОТДЕЛЕНИЯ ВБО

В первой половине 1966 г. вышли из печати следующие издания Белорусского отделения ВБО.

1. Сборник «Ботаника» (исследования), вып. VIII объемом 16.3 листа, в котором помещено 47 статей 62 членов Белорусского отделения. Тематические разделы в сборнике составляют статьи о луговой растительности, физиологии и биохимии полевых культур, о влиянии на жизненные процессы растений гербицидов, стимуляторов роста, микроэлементов, о световом режиме в лесных фитоценозах, сезонном развитии древесных пород, о взаимовлиянии древесной растительности и почв.

2. Сборник «Геоботанические исследования», изданный совместно с Институтом экспериментальной ботаники АН БССР, объемом 8.7 листа. Содержит 17 статей 23 членов Белорусского отделения, посвященных геоботаническому исследованию пойменных лесов и лугов, изучению влияния фитоценозов на свойства почвы, роли в лесных фитоценозах мхов и лишайников.

3. Книга «Сезонное развитие ели обыкновенной» объемом 3.5 листа (авторы И. Д. Юркевич и Д. С. Голод). В ней изложены результаты многолетних фенологических наблюдений за сезонным развитием форм ели в лесах БССР, установлены биологические особенности этих форм, их связь с типами леса, зависимость наступления основных фенофаз от метеорологических условий.

Указанные книги можно заказать по адресу: Минск-ГСП, Академическая, 27, Белорусское отделение ВБО.

П. Я. Петровский.

Белорусское отделение ВБО, Минск.

(Получено 8 VIII 1966).

Исправление к рецензии Е. М. Лавренко на второй выпуск работы H. Walter und H. Lieth «Klimadiagramm-Weltatlas» (1964).

В указанном реферате («Ботанический журнал», т. 51, № 7, 1966) на стр. 1013 в 23-й строчке снизу вместо «Высокие Татры» должно быть «Высокий Тауэрн».

СОДЕРЖАНИЕ ТОМА 51 (1966)

II. МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

III. СООБЩЕНИЯ

IV. ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

V. КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

VI. ИСТОРИЯ НАУКИ

VII. ПОТЕРИ НАУКИ

VIII. ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

IX. БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

X. НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

XI. ХРОНИКА

XII. ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

December 1966

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE USSR

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Подписано к печати 2/XII 1966 г. М-15988. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$. Бум. л. $5^{5}/_{16}$. Печ. л. $10^{1}/_{4}$ + + 2 вкл. ($^{3}/_{8}$ печ. л.) = 14.86 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 19.83. Тип. зак. 1236. Тираж 2725

1-я тип. изд-ва «Наука». Ленинград, В-34, 9 лин., дом 12